MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 00855

Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

und

Entwicklungsgeschichte

herausgegeben

von

O. Hertwig und **W. Waldeyer**

in **Berlin.**

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie

Fünfundsiebzigster Band

Mit 31 Tafeln und 119 Textfiguren

Bonn

Verlag von Friedrich Cohen

1910.

E384
7

1453

Inhalt.

Erstes Heft

Ausgegeben am 12. Februar 1910.

Seite

Untersuchungen über die Herkunft des Knorpels an regenerierenden Amphibienextremitäten. Von Karl Glaeser. Hierzu Tafel I und 16 Textfiguren 1

Über den Bau der Herzmuskulatur. Von K. W. Zimmermann in Bern.

1. Über die Struktur der menschlichen Herzmuskelfasern. Von Irene von Palczewska aus Grodno. Hierzu 18 Textfig. 41
2. Besteht die Herzmuskulatur der Säugetiere aus allseits scharf begrenzten Zellen oder nicht? Von Marie Werner aus Uman. Hierzu 53 Textfiguren 101

Über Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne. Von Friedrich Meves in Kiel. Hierzu Tafel II und III 149

Zur Histologie der quergestreiften Muskelfaser, insbesondere über deren Querschnittsbild bei der Kontraktion. Von Dr. S. Gutherz. (Aus dem physiologischen Institut zu Breslau und dem anatomisch-biologischen Institut zu Berlin.) Hierzu Tafel IV und V . . . 209

Zweites Heft

Ausgegeben am 31. März 1910.

Das Zentralnervensystem der Cetaceen. III. Die Furchen und Windungen des Grosshirns von Balaenoptera rostrata Fabr. Von Bernhard Rawitz, Berlin. (Aus dem patholog. Museum der Universität.) Hierzu Tafel VI und VII und 2 Textfiguren 225

Untersuchungen über die morphologisch nachweisbaren stofflichen Umsetzungen der quergestreiften Muskelfasern. Von Prof. Dr. Emil Holmgren in Stockholm. Hierzu Tafel VIII—XIII und 5 Textfig. 240

Über das Pigment in der Neurohypophyse des Menschen. Von Prof. Dr. Alfred Kohn. (Aus dem histologischen Institute der deutschen Universität in Prag.) Hierzu Tafel XIV und XV . . 337

Über gewebliche Umwandlungen an der Zunge des Menschen im Bereiche der Papilla foliata. Von Dr. Hermann Stahr, Prosektor des Städtischen Krankenhauses in Kiel. Hierzu Tafel XVI . . 375

Beobachtungen über Entwicklung und Lagerung von Pigmentzellen bei Knochenfischembryonen. Von Prof. L. Bolk zu Amsterdam. Hierzu Tafel XVII und 6 Textfiguren 414

Drittes Heft

Ausgegeben am 30. April 1910.

Zur Morphologie des Amphibienblutes. Zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Differenzierung der Lymphozyten. Von A. Freidsohn. (Aus dem anatomischen Institut in Strassburg.) Hierzu Taf. XVIII 435

Ein Beitrag zur Histologie von Phyllirhoë bucephala Péron & Lesueur mit besonderer Berücksichtigung des Leuchtvermögens des Tieres. Von Dr. Emanuel Trojan, Assistenten am zoologischen

Institute der k. k. Deutschen Universität in Prag. (Aus dem zoologischen Institute der k. k. Deutschen Universität in Prag.) Hierzu Tafel XIX und XX und 4 Textfiguren 473

Der Einfluss der Spermatozoiden auf die Blastula. Von J. H. F. Kohlbrugge. Hierzu eine Textfigur 519

Die Entwicklung des Skeletts bei Schafen unter normalen Bedingungen, bei unzulänglicher Ernährung und nach Kastration der Schafböcke in frühem Alter. Von Prof. N. Tschirwinsky in Kiew 522

Zur Frage über den feineren Bau der varikösen Verdickungen an den marklosen Nervenfasern. Von Anton Nemiloff, Assistent am anatomisch-histologischen Laboratorium der Universität St. Petersburg. (Aus dem anatom.-histologischen Laboratorium der Universität St. Petersburg. Vorstand: Prof. Dr. A. S. Dogiel.) Hierzu Tafel XXI 562

Nachträgliche Bemerkungen zu meiner Abhandlung: „Die Verbreitung und Anordnung des elastischen Gewebes in den einzelnen Wandschichten des Dünndarms der Haussäugetiere". Von Dr. A. Trautmann 584

Durch experimentelle Eingriffe hervorgerufene überzählige Extremitäten bei Amphibien. Von Eugen Lissitzky aus Charkow. (Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin.) Hierzu Tafel XXII—XIV und 3 Textfiguren 587

Viertes Heft

Ausgegeben am 25. Juli 1910.

Über die Beziehungen der Filarmasse Flemmings zu den Fäden und Körnern Altmanns nach Beobachtungen an Knorpel-, Bindegewebs- und Epidermiszellen. Von Dr. N. Samssonow aus St. Petersburg. (Aus dem anatom. Institut in Kiel.) Hierzu Tafel XXV 635

Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasma. Beobachtungen an weissen Blutzellen. Von Friedr. Meves in Kiel. Hierzu Tafel XXVI 642

Über die Protoplasmafasern in den Epidermiszellen. Von B. Rosenstadt in Wien. Hierzu Tafel XXVII und 2 Textfiguren . . 659

Über Pigmentzellen in der Hornhaut des Schafes. Vorläufige Mitteilung. Von Dr. P. Alexander Cilimbaris. (Aus dem anatom.-biologischen Institut der Universität Berlin) 689

Histologische Untersuchungen über die Muskelspindeln der Augenmuskeln. Von Dr. P. Alexander Cilimbaris (Aus dem anatom.-biologischen Institut der Universität Berlin.) Hierzu Tafel XXVIII und XXIX und 9 Textfiguren 692

Über Fibrillen und Kittsubstanz des Hyalinknorpels. Von Dr. W. Ruppricht. (Aus dem histologischen Institut der Universität in Wien.) Hierzu Tafel XXX 748

Der innere Netzapparat in den Zellen des Corpus luteum. Von Joseph Karl Riquier, Cand. Med. (Aus dem Institut für pathologische Anatomie der K. Universität in Pavia.) Hierzu Tafel XXXI . . 772

Untersuchungen über die Herkunft des Knorpels an regenerierenden Amphibienextremitäten.

Von

Karl Glaeser.

Hierzu Tafel I und 16 Textfiguren.

Inhalt.

Material und Methode:

Material: Tritonen, Frösche, Axolotl 2
Methode: Fixierung nach Zenker, Entkalken mit Trichloressigsäure. Färben: 1. nach Hansen, 2. mit Cresylviolett . . . 3

Untersuchungen:

1. an Tritonen 4
2. an Fröschen 12
3. an Axolotln 14

Besprechung der fremden und eigenen Resultate:

I. Tritonen 14
Embryonale Regeneration 15
Myelogene Regeneration 16
Chondrogene Regeneration 17
Kollagene Regeneration 18
Periostale Regeneration 21

II. Frösche 24
Periostale Regeneration 24

III. Axolotl 27
Chondroperichondrale Regeneration 27
Periostale Regeneration 27

Beschreibung der drei bei den Tritonen gefundenen Regenerationsarten:

a) nach ihrem zeitlichen Auftreten 28
b) nach ihrem histologischen Bau und ihrer topographischen Lage 28
c) nach ihrer Abhängigkeit vom Ort der Amputation 29

Ergebnisse 35

Literatur 36

Tafel-Erklärungen 37

Gegenwärtig sind die Anschauungen der Histologen noch geteilt, ob die Umwandlung einer differenten Gewebsart in eine andere anzunehmen sei oder nicht, obgleich eine Reihe von Untersuchungsresultaten, so der Nachweis der Linsenregeneration aus Epithelzellen des Irisrandes, die Möglichkeit der Metaplasie beweisen. Experimentelle Untersuchungen über die Umwandlungsfähigkeit niedrig differenzierter Gewebsarten, wie es Stütz- und Bindesubstanzen sind, liegen bisher noch nicht in ausreichendem Umfange vor. Geeignet für die Untersuchung sind schnell wachsende Neubildungen, wie man sie bei der Regeneration von Amphibienextremitäten findet. Dort bildet sich als Stützgewebe zunächst Knorpel. Wir untersuchen, woraus sich dieser Knorpel bildet, ob er autochthon entsteht oder durch Umwandlung schon vorhandenen Gewebes.

Material.

Als Untersuchungsmaterial dienten Tritonen, Axolotl und junge schwanzlose Frösche. Operiert wurde die Extremität mit einem Scherenschnitt bei Tritonen und Axolotln, durch sukzessive Abtrennung von Weichteilen und Knochen mit folgender Hautnaht bei den Fröschen. Die Wahl der Amputationsstelle war verschieden, bald Mitte des Oberschenkels, bald Mitte des Unterschenkels, bald Oberschenkel dicht am Rumpf. Tritonen und Axolotl überstanden die Operation gut, schlecht die Frösche, welche rasch zugrunde gingen. Nachteilig wurden die Untersuchungen beeinflusst durch die Jahreszeit, den Winter und häufigen Futtermangel. Bei kalter Temperatur gehen im allgemeinen Wachstumsvorgänge, so auch die Regeneration, langsamer und weniger intensiv vor sich. Den Tritonen fehlte häufig die nötige Nahrung (Regenwürmer). Die gänzliche Inanition der Frösche während des Winters war auch nicht von Vorteil für die Versuche. Um die Operationsstümpfe zu untersuchen, wurden die Tiere entweder getötet oder das Glied zum zweiten Male näher dem Rumpfe amputiert. Von dort aus ist wieder eine Neubildung zu erwarten und es war so möglich, die Regeneration zweimal an derselben Extremität zu untersuchen. Ausserdem wurde durch dieses Vorgehen das Material nach Kräften ausgenutzt.

Methode.

Fixiert wurde in s. Zenkeri, entkalkt (die Extremitäten von Fröschen und Tritonen) in Trichloressigsäure und in aufsteigender Alkoholreihe gehärtet. Die Schnittrichtung der in Paraffin eingebetteten Präparate war in der Längsachse der Extremität, die Schnittdicke gleich 15 μ. Gefärbt wurde nach Hansen mit Methylenblau (Merck) und Pikrofuchsin oder mit Cresylviolett R. R. Bei Anwendung von Anilinfarben ergeben sich stets Schwierigkeiten, so auch hier. Die Schnitte zeigten zu Anfang grosse Unregelmässigkeit der Färbung. Schliesslich ergaben sich gute Präparate bei Anwendung des Methylenblau in bedeutend geringerer Konzentration als es Hansen vorschlägt und bei jedesmal frischer und sehr schneller Zubereitung der Farblösung. Es waren dann der Knorpel blau, die Zellkerne entsprechend dem stärkeren Zusatz der 1% Salzsäure immer schwächer bis gänzlich ungefärbt: Knochen, Periost, Bindegewebe, alles Kollagen leuchtend rot gefärbt, Muskeln und Protoplasma der Zellen gelb. Wegen des scharfen Gegensatzes des blauen Knorpels zum roten Perioste gibt die Hansensche Methode die besten Übersichtspräparate.

Cresylviolett R. R. ist ein jetzt nicht mehr im Handel vorkommender Farbstoff, der als Spezifikum für die Färbung der Knorpelgrundsubstanz angegeben wird. Herr Professor Krause hatte die Güte, mir Material von dieser seltenen Farbe zur Verfügung zu stellen. Die besten Resultate ergaben sich bei frischer Zubereitung und äusserst starker Verdünnung der Lösung, die so stark sein muss, dass die Schnitte über Nacht im Reagens bleiben können. Nach Analogie zur Hansenschen Methode wurden ein paar Tropfen 1% Salzsäure zur Farblösung zugesetzt und damit eine stärkere Tingibilität der Knorpelgrundsubstanz wie der Zellkerne erreicht. In den gelungenen Fällen war die regenerierte chondroitinschwefelsäurehaltige Knorpelgrundsubstanz und das Protoplasma der Mastzellen leuchtend violett gefärbt, der alte Knorpel bedeutend dunkler, das Chromatin der Zellkerne tiefblau. Kollagen und Zellprotoplasma bleibt ungefärbt. Cresylviolett weist die geringsten Mengen Chondroitinschwefelsäure im Knorpel nach und gibt gute Mitosebilder. Es eignet sich diese Färbung vorzüglich zur Untersuchung histologischer Details. Zur Kontrolle der beiden Methoden wurde die Mehrzahl der Präparate gleichzeitig mit Cresylviolett und nach Hansen gefärbt.

1. Untersuchungen an Tritonen.

1. Versuchsreihe. Am 15. 8. 08 wird 14 Tritonen das linke Hinterbein dicht an der Hüfte abgetrennt, am 18. 8. 08 das rechte Vorderbein dicht am Schultergelenk. Getötet werden die Tiere vom zweiten Tage nach der Operation an in wachsenden Intervallen von 2—7 Tagen, derart, dass die Amputationsstümpfe das Alter p. op. haben, welches die Tabelle anzeigt.

Alter in Tagen p. op.

T^1	VE	HE
1	5*	2*
2	5*	2§
3	6*	3*
4	19†	4*
5	9*	6*
6	11*	8*
7	11§	8*
8	13*	10§
9	15*	12*
10	19†	16*
11	27†	24†
12	34†	31[]
13	41†	38†
14	48†	48†

T^1 = Triton der ersten Reihe.
VE = Vorderextremität in der Höhe des Oberschenkels amputiert.
HE = Hinterextremität in der Höhe des Oberschenkels amputiert.
VH = Vorderextrimität in der Höhe des Unterschenkels amputiert.
HH = Hinterextremität in der Höhe des Unterschenkels amputiert.
† = hat regeneriert und ist untersucht worden.
[] = hat regeneriert und ist nicht untersucht worden.
* = hat nicht regeneriert und ist untersucht worden.
§ = hat nicht regeneriert und ist nicht untersucht worden.
VH = Vordere Extremität in der Höhe des Unterschenkels amputiert.
A = Alter in Tagen.
P = periphere Regeneration.
X = axiale „
m = embryonale „

Der besseren Übersicht halber wollen wir gleich zu Anfang einige Ausdrücke für häufig wiederkehrende Formen der Knorpelneubildung festlegen. Es soll bedeuten:

1. Periphere Regeneration: eine Regeneration um die Peripherie des alten Knochenstumpfes zentralwärts vom Operationsquerschnitt.

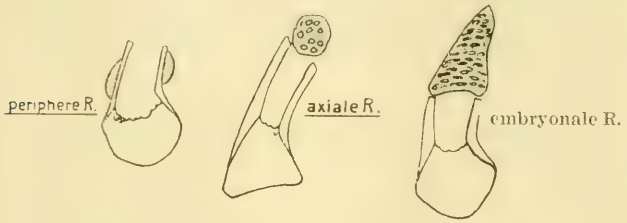
2. Axiale Regeneration: eine Regeneration in Gestalt einer azidophilen kugeligen Knorpelmasse in der Achse der Extremität distalwärts von der Amputationsstelle gelegen.

3. Embryonale Regeneration ist die Neubildung als basophiler Knorpelstrang in Längsrichtung des Gliedes.

Unter den Präparaten findet sich die erste Knorpelneubildung am 19. Tage p. op., vom 19. Tage ab haben wir eine fortlaufende Reihe von Regeneraten.

Makroskopisch sehen wir an T^1 4 V einen den Humerusschaft umfassenden unvollkommenen Knorpelring, der sich weit zentralwärts von der Amputationsstelle ausdehnt und einen beträchtlichen Teil des Knochens nach dem Schnittrande zu freilässt. Nebenstehende Rekonstruktion dient zur Verdeutlichung. Die Neubildung ist umgeben von dichten Perioststrängen, welche der wuchernde Knorpel von dem Knochen abgehoben hat (Fig. 1).

Bei T¹ 11 HE hat der Operationsschnitt das Femur in der Nähe des Gelenkendes getroffen. Es ist kein peripherer Ring vorhanden. Vom Rest des Knochens aus setzt sich distalwärts als skelettogene Anlage ein Blastem fort, bestehend aus dicht aneinander gelagerten Mesenchymzellen in energischer Teilung (reichliche Mitosebilder). Basophile Grundsubstanz in Gestalt von feinen Lamellen umgibt an einzelnen Stellen die Zellen des Stranges, welche

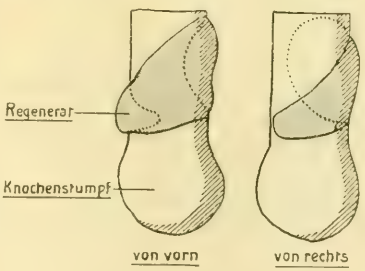


1.

sich in Reihen senkrecht zur Längsrichtung der Extremität anordnen. Wir haben die Art der Neubildung vor uns, welche zu Anfang „embryonale Regeneration" genannt worden ist.

T¹ 10 V. Durch die Amputation ist der ganze Humerus mit dem Schultergelenk fortgefallen. Um die Skapula zeigt sich direkt an der Operationsstelle ein schmaler Knorpelring und zwar dort, wo sich der neue Gelenkkopf bilden muss. Die regenerierende Extremität ist auf diesem Stadium ein kurzer Gewebszapfen, dessen Mitte eingenommen wird von einem Zellstrang, in welchem sich etwas stärkere Balken von Knorpelsubstanz abgelagert haben als bei T¹ 11 HE.

Die folgenden Präparate T¹ 11 VE bis T¹ 14 HE zeigen die weiteren Entwicklungsstadien des Knorpelringes und des embryonalen Stranges bis zur Ausbildung einer fertigen Extremität bei T¹ 14 HE.



2.

Die Regeneration beginnt bei allen Präparaten mit einem peripheren Ring, ausser in den Fällen, wo die Resektion ganz dicht am Schulter-(Hüft)gelenk erfolgte. Vom Stumpf aus setzt sich das skelettbildende Gewebe weiter fort als embryonaler Knorpelstrang, der in seinen, den späteren Skelettstücken entsprechenden Abschnitten von vornherein getrennt entsteht (T¹ 10 VE, T¹ 12 VE etc.) (s. Fig. 2 und 3).

Die spätere Entwicklung des Ringes erfolgt in der Weise, dass sich um den regenerierten Knorpel ein zweiter Knochenzylinder ablagert. Der junge Knorpel des Ringes, wie des Stranges baut sich auf aus vielen Zellen und geringen Mengen basophiler Grundsubstanz. Es entsteht die periphere Neubildung in dem alten Gewebe des Stumpfes und ist fest umschlossen von

Knochen und Periost, das trotz seiner Wucherung nirgends Anzeichen von Kernteilung aufweist. Die Grundsubstanz durchziehen vielfach Fibrillen, die sich in den nach Hansen gefärbten Präparaten als rote Fäden abheben.

Demgegenüber bildet sich der embryonale Knorpel in dem jungen Gewebe der regenerierenden Extremität. Er endet an der Oberfläche des Stranges ohne scharfe Grenze in immer feiner werdenden Fortsätzen um die nebenliegenden Zellen. Die Doppelfärbung nach Hansen zeigt in ihnen keine sichtbaren Fibrillen. Die Zellen des Knorpels, flache, rundliche Scheiben, ordnen sich in ihrem Hauptdurchmessor stets senkrecht zur Längsrichtung der Extremität an.

Wendelstadt erwähnt, dass die Knorpelregeneration zirka mit dem 18. Tage p. op. beginnt. Nach den Ergebnissen der ersten Versuchsreihe (Tabelle T[1]) können wir wohl vom 20. Tage an mit Sicherheit auf Neubildung rechnen. Um möglichst reichhaltiges Material während der ersten Stadien zu erhalten, wurden folgende Untersuchungen angestellt:

2. Versuchsreihe. Fünf Tritonen wird je ein Vorder- und ein Hinterbein zirka in der Mitte des Unterschenkels amputiert. Die Extremitäten werden vom 14. Tage nach der Operation an im regelmässigen Abstand von gewöhnlich 24 Stunden zur Untersuchung fixiert. Ein Plan gibt die genauen Zeiten an, ein anderer die verschiedenen Regenerationsformen bei hoher und tiefer Operationsstelle.

Alter			Unterschenkel						
				oben op.			unten op.		
T[2]	VH	HH	A	m	P	X	P	X	m
1	14*	21†	21	1	1				
2	22†	16†	22		1				
3	18*	23†	23					1	
4	19†	24†	19		1				
5	20†	25†	24					1	1
			20					1	
			25				1	1	
			16					1	

Nach dem Ort der Amputation, ob hoch oder tief am Unterschenkel, ist die Regenerationsart verschieden, wie die Tabelle zeigt. Von acht Extremitäten waren: drei hoch operiert; wir fanden stets periphere Neubildung; fünf tief operiert; bei drei Objekten trat nur axiale Regeneration ein, bei dem vierten axiale, daneben periphere in ganz geringer Ausdehnung; bei dem fünften im Anschluss an axialen Knorpel ein embryonaler Strang.

Im einzelnen ist über die Befunde zu sagen:

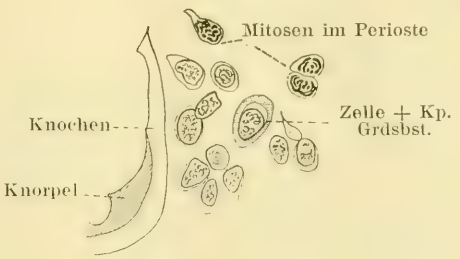
T[2] 1 VH (14. T. p. op.). Das Präparat zeigt den Vorgang der Resorption am äussersten Skelettende, wie ihn Wendelstadt ausführlich beschreibt. Es treten massenhaft Riesenzellen auf, die Lakunen in Knochen

wie Knorpel hineinfressen. Periostgewebe fällt der Zerstörung nicht anheim. Als Anzeichen des voraufgegangenen operativen Eingriffes sind noch reichliche Mengen von Blutextravasaten in der neugebildeten Epidermis und im Bindegewebe zu sehen.

T^2 1 H H (20. T. p. op.). Riesenzellen lösen Teile des neugebildeten Knorpels auf, indem sie ihn von aussen her annagen (s. Fig. 10). Die Resorptionsvorgänge am Knochenstumpf sind abgelaufen. In der jungen, äusserst zellreichen Epidermis des Regenerationszapfens befindet sich ein kleines Stückchen alten Knorpels eingeschlossen. Die Epidermis hat ihn vor der zerstörenden Tätigkeit der Riesenzellen geschützt.

T^2 2 V H. Etwas entfernt vom alten Knochen liegt ein Haufen dicht gedrängter Mesenchymzellen, die durch äusserst feine azidophile Fäden verbunden sind.

T^2 1 H H. Am Ende des Radius sehen wir ein axiales Regenerat, getrennt von ihm durch den späteren Gelenkspalt die Anlagen der ersten Metacarpalia gleichfalls als azidophile Knorpelhaufen. Den schmalen Spalt zwischen skelettogenem Gewebe und dem alten Knochen nimmt eine Schicht dichtgedrängter synzytialer Zellen ein.



3

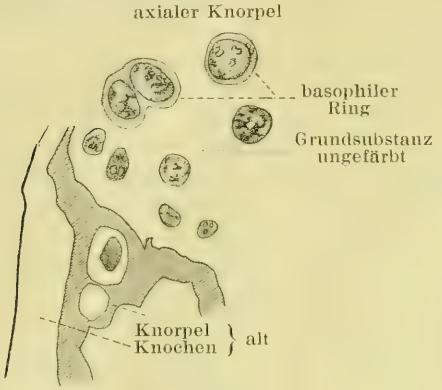
T^2 2 H H. Cresylviolett. In der sonst ungefärbten axialen Grundsubstanz werden einige Zellen, an denen man Schrumpfungsvorgänge sieht, von basophilen Ringen umgeben. Hin und wieder spinnen sich zwischen der Wand der Knorpelkapsel und dem retrahierten Protoplasma der Zelle feine violett gefärbte Fäden (s. Fig. 12).

T^2 4 H H. Vom Stumpfe des Radius aus beginnt eine azidophile Knorpelmasse, deren Grundsubstanz distalwärts in kurzen Fortsätzen zwischen den nächsten Mesenchymzellen endet, auf welche dann ein charakteristischer embryonaler basophiler Knorpelstrang folgt, wie wir ihn unter T^1 beschrieben haben.

Wichtige Aufschlüsse bringt T^2 5 V H, eine Extremität mit gleichzeitiger axialer und peripherer Neubildung (s. Fig. 6 und 7). Etwas entfernt vom Stumpfe der Ulna liegt ein Regenerat. Am Knochen selbst befinden sich hin und wieder geringe Mengen peripheren Knorpels an Stellen, wo das Periost verdickt ist und Zellen mit Mitosebildern zeigt. Wir heben hervor, dass dies das einzige Präparat ist, an welchem wir Periostzellen in Teilung haben sehen können. Auf weiteren Schnitten sieht man das dem Knochen glatt aufliegende Periost plötzlich durch Knorpelzellen unterbrochen, hinter denen es sich wieder gleichmässig fortsetzt. Die kleinen Gewebszellen stehen nirgends mit dem axialen Regenerat in Verbindung.

Seinem histologischen Bau nach ist der axiale Knorpel von dem bisher beschriebenen basophilen verschieden. Wir haben ein Gewebe mit wenigen

kugeligen Zellen und reichlichen Mengen hyaliner Grundsubstanz, die im Gegensatz zum peripheren Knorpel keine äusserlich sichtbaren Fibrillen enthält. Gegen seine Umgebung, so auch gegen den alten Knorpel, ist das axiale Regenerat scharf abgegrenzt, ausser an den Stellen, wo es im Wachstum fortschreitet. Dort endet die Grundsubstanz in feinen Ausläufern. Die Zellen des neuen Gewebes ordnen sich auf den Schnitten in konzentrischen Kurven an, liegen also auf mehr oder minder vollkommenen, um einen Mittelpunkt gedachten Kugelflächen, ähnlich den Knorpelzellen der normalen Ge-



4.

5.

lenkköpfe der Amphibien. Die Grundsubstanz ist azidophil bis auf die bei T^2 2 H H beschriebenen Ringe, welche anzeigen, dass die Chondroitinschwefelsäure die Zellen kapselartig umgibt. Das Gewebe des axialen Regenerats gleicht dem alten Knorpel an den Enden der Gelenke bis auf die abweichende Färbbarkeit.

3. Versuchsreihe. Neun Tritonen wird je ein Vorder- und ein Hinterbein in verschiedener Höhe des Unterschenkels oben, in der Mitte und unten amputiert. Vom 17. Tage p. op. an werden die Stümpfe in regelmässigen Abständen von gewöhnlich einem Tage entfernt.

Alter		
T^3	VH	HH
1	17†	28
2	19*	29
3	20†	30
4	21†	32
5	22†	32
6	23†	33
7	24†	34
8	25†	35
9	26†	36

Unterschenkel								
		oben		mitten		unten		
T^3		P	X	P	X	P	X	M
1	VH						1	
3	VH	1						
4	VH						1	
5	VH						1	
6	VH						1	1
7	VH							
8	VH			1	1		1	
9	VH			1	1			

Zur Untersuchung kamen nur acht Regenerate. Eins von ihnen ist erst 17 Tage alt.

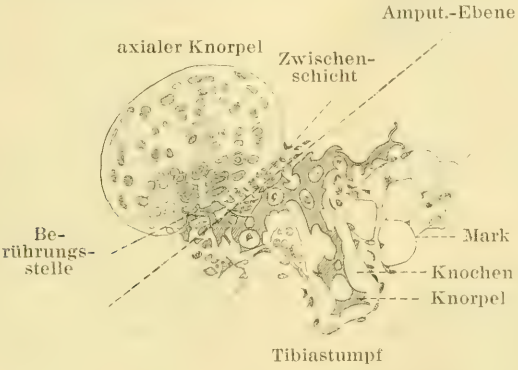
Nach der Wahl der Operationshöhe sind die Neubildungen verschieden; es ergibt sich:

hoch . . . . amputiert = periphere Regeneration
in der Mitte „ = „ „ und axiale Regeneration
tief . . . . „ = axiale „ und ev. embryonale Reg.

Von jetzt an werden nur noch die neue Resultate ergebenden Befunde besprochen oder solche, welche das schon Gesagte besser verdeutlichen.

T^3 5 V H (22. T. p. op.) ist ein Präparat mit axialer Neubildung, an welche sich distalwärts ein feiner Strang embryonalen Knorpels anschliesst.

T^3 5 V H und T^3 3 V H (20. T. p. op.). Zwischen dem axialen Regenerat und dem Skelettstumpfe befindet sich eine schmale Schicht dicht gedrängter



6.

Mesenchymzellen. Umgeben sind sie von feinen Lamellen basophiler Grundsubstanz, gleich dem Gewebe des embryonalen Knorpels.

T^3 9 V H (26. T. p. op.). Cresylviolett. Die auch hier vorhandene Zwischenschicht basophilen Knorpels enthält mitotisch sich teilende Zellen. Die axiale Neubildung liegt an einer Stelle direkt auf dem Knorpel. Von der Berührungsstelle beider aus ist die hauptsächlich noch azidophile Grundsubstanz in peripherwärts immer schwächer werdender Abtönung violett gefärbt.

Fibula: Wir sehen ein axiales Regenerat und am Knochen eine periphere Knorpelauflagerung. Zwischen den beiden Neubildungen, und sie miteinander verbindend, liegt eine Schicht jenes eben bei T^3 5 V H und T^3 V H beschriebenen embryonalen Knorpels.

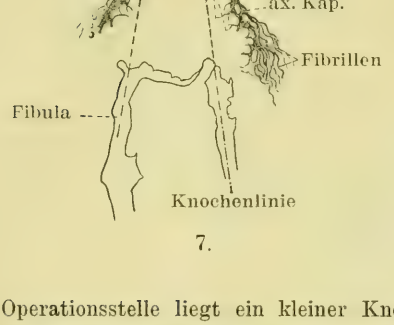
Zur Ergänzung betrachten wir die nach Hansen gefärbten Kontrollpräparate. Die axiale Neubildung an Fibula und Tibia erweist sich durch ihre gleichmässige rote Färbung als Kollagen. An ihrer Oberfläche befestigen sich, wie man auf allen Schnitten sehen kann, Fibrillen, die teils als Bindegewebe, teils als Periost zu deuten sind. Die Fasern derselben setzen sich aber nirgends in die homogene Grundsubstanz fort. Der Knorpel ist scharf gegen das umgebende Gewebe abgegrenzt, dort wo er mit den Fibrillen in

Berührung steht; wo diese fehlen, verliert er sich in immer kleiner werdenden Fortsätzen um die nebenliegenden Mesenchymzellen (s. Fig. 10 und 11).

Aussen von der Knochenlinie der Fibula (nebenstehende Skizze) liegen beiderseits Bildungsherde azidophiler Grundsubstanz, deren Ausläufer einander zugekehrt sind.

T^3 7 VH (24. T. p. op.) nach Hansen (s. Fig. 8). Am Stumpfe des Radius wie der Ulna ist ein peripheres, ein axiales und ein embryonales Regenerat zu sehen.

Radius: der embryonale Knorpel umschliesst den spärlich entwickelten axialen vollkommen und wuchert distalwärts als Strang weiter.



7.

Ulna: Das axiale Gewebe dringt weit in den durch die Operation eröffneten Hohlraum des Knochens ein. Man kann den langsamen Übergang des maschigen Markgewebes in Knorpel verfolgen. Am Radius umschliesst der periphere den axialen Knorpel allseitig.

T^3 3 VH (20. T. p. op.) Hansen. Ein sehr frühes Stadium der ersten peripheren Neubildung (s. Fig. 4 u. 5). Auf dem Knochen weit zentralwärts von der noch regenerationsfreien Operationsstelle liegt ein kleiner Knorpelballen. Das Periost umschliesst ihn allseitig und durchsetzt ihn an einzelnen Stellen mit Fibrillen.

4. Versuchsreihe. 14 Tritonen wird das Vorder- und Hinterbein Mitte des Unterschenkels operiert. Die Stümpfe werden lt. Tabelle in regel-

	Alter in Tagen				
T_4	VH	HH	VE	HE	VE_2
1	9*	3*			
2	13*	7*			
3	17*	11*			
4			19*	24†	23†
5	23†	13*	31[]		
6			15*	25†	
7			19†	27†	26†
8	20†	28†	34[]		
9	20*	26†	34†		
10			21†	32†	33†
11	22†	29[]	32†		
12	20†		30[]	31†	
13			23†	31[]	
14			23†	33†	

VE_2 = Vorderextremität i. d. Höhe d. Oberschenkels zum zweitenmal amputiert.

mässigen Intervallen von zirka 24 Stunden und zwar Mitte des Oberschenkels amputiert. Die zum zweiten Male resezierten Extremitäten gelangen dann im Anschluss an die Zeiten der ersten Präparate zur Untersuchung. Das Verhältnis der Regenerationsformen, je nach der Wahl des Amputationsortes, zeigt die vorstehende Tabelle.

	Unterschenkel						Oberschenkel		
	oben			unten			mitten		
T_4	m	P	X	m	P	X	m	P	X
4 H E	1	1							
4 V E_2							1	1	
5 V H						1			
6 H E							1	1	
7 V E								1	
7 H E							1	1	
7 V E_2							1	1	
8 V H						1			
8 H H					1	1			
9 H H					1	1			
9 V E							1	1	
10 V E	1	1							
10 H E	1	1							
10 V E_2							1	1	
11 V H						1			
11 V E							1	1	
12 V H							1	1	
12 H E							1	1	
13 V E							1	1	
14 V E							1	1	
14 H E							1	1	

Übereinstimmend mit dem Gesamtresultat der drei anderen Versuchsreihen tritt bei der Oberschenkel- und hoher Unterschenkelamputation stets periphere Regeneration ein, bei tiefer Unterschenkelamputation finden wir in allen Fällen den axialen Knorpel.

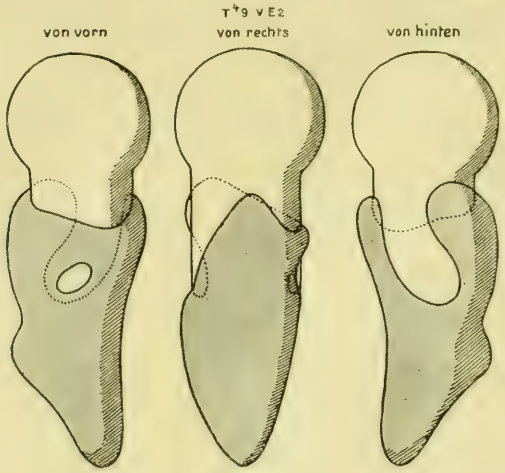
Zur Ergänzung sind noch T^4 10 V H und T^4 7 H E (21. und 27. T. p. op.) zu erwähnen. Sie zeigen periphere Neubildungen auf frühen Stadien.

Die Präparate der zweimal hintereinander regenerierten Extremitäten T^4 4 V E_2, T^4 7 V E_2, T^4 9 V E, T^4 10 V E_2, T^4 11 V E, T^4 12 H E geben sehr schöne Anschauungsbilder. Wir haben bei allen ähnliche Verhältnisse:

der Knochenstumpf ist von einem starken Knorpelmantel umgeben, der sich in einen kräftigen embryonalen Strang distalwärts fortsetzt.

Von T^4 9 V E_2 ist eine schematische Rekonstruktion gegeben worden.

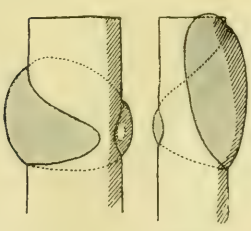
Mikroskopisch ist noch zu bemerken, dass trotz der starken Wucherung des Gewebes nirgends Periostzellen in mitotischer Teilung zu sehen sind.



8.

Der Knorpel des Ringes ist von Fibrillen durchsetzt. Die Hansensche Färbung zeigt hier ganz besonders deutlich den Gegensatz derselben zu der blauen Grundsubstanz.

T^4 7 V E (21. T. p. op.). Am Ulnastumpf sieht man eine Masse jungen axialen Knorpels, der von allen Seiten eingefasst wird durch Perioststränge des jetzt resorbierten untersten Knochenendes. Die Fibrillen desselben bilden eine Brücke hinüber zu kleinen azidophilen Knorpelbildungsherden über dem Ende des Radius. Im Verlauf der Serie lässt sich an jedem derselben ein Zusammenhang mit Kollagenfasern nachweisen, welche entweder dem Perioste des Ulnastumpfes oder der Tela subcutanea zugehören. Die Färbung dieser Präparate ist äusserst zuverlässig und so vorzüglich elektiv, wie man sie bei der Hansenschen Methode selten findet (s. Fig. 9).



9.

2. Untersuchungen an Fröschen.

Als Material dienten eben schwanzlos gewordene junge Frösche.

Es wurde 60 Tieren die Vorder- oder Hinterextremität in der Mitte des Ober- resp. des Unterschenkels amputiert. In wechselnden Zwischenräumen entfernte ich die Stümpfe durch Abtragung des Oberschenkels nahe dem Rumpfe. Die zum zweiten Male operierten Frösche wurden nach Ablauf der ihnen bestimmten Zeit getötet und die Beinstümpfe untersucht.

Das Nähere über das Alter der Präparate p. op. besagt nachstehende Tabelle.

Die Sterblichkeit unter den Fröschen war sehr gross. Von den 60 Tieren kamen nur 21 zur Untersuchung. Von letzteren, die dann wieder zu Versuchen benutzt wurden, starben 14 vor dem ihnen angesetzten Termin.

	Alter p. op.			
F	OA	UA	OS	US
1			4	
2			8	
3			11	
4	12			
5			13	
6	14			
7			15	
8			16	
9			17	
10	17			
11			19	
12			21	
13			23	
14	25			
15	27			
16	28			
17			**30**	
18	33			
19			40	
20			**50**	
21			57	
x 17			31	zum zweiten Male operiert
x 10			34	
x 11			38	
x 4			44	
x 22			50	
x 23			60	
x 24			66	

OA = Oberarm; UA = Unterarm; OS = Oberschenkel; US = Unterschenkel.

Die mikroskopische Untersuchung der überwiegenden Mehrzahl der Extremitäten stellte ausser geringfügigen Resorptionsvorgängen keine Veränderung am Knochen und dem anliegenden Gewebe fest. Nur bei zwei Exemplaren F 17 und F 20 umgeben den Knochenstumpf periphere Knorpelmassen in Form und Lage wie es die Rekonstruktion zeigt (s. Fig. 13).

3. Untersuchungen an Axolotln.

12 Axolotln wurde je eine Vorder- und Hinterextremität in der Mitte des Unterschenkels abgeschnitten. In regelmässigen Intervallen gelangt der amputierte Stumpf zur Untersuchung.

Alter in Tagen		
A	VH	HH
1	3	16 x
2	4	17
3	5	19 x
4	6	20 x
5	7	20 x
6	8 x	21 x
7	9 x	22 x
8	10	23
9	11 x	24 x
10	12 x	25 x
11	13 x	27 x
12	p 15 x	29 x

p = periphere Regeneration.
x = axiale Regeneration.

Von der Operationsfläche des Skeletts nimmt die Regeneration ihren Verlauf in Gestalt eines axialen Knorpelstranges. Die Grundsubstanz desselben ist azidophil bis auf einige chondroitinschwefelsäurehaltige Kapseln um die Zellen.

Bei einem Exemplare A 12 V (s. Fig. 14 und 15) zeigt sich zentralwärts von der Amputationsstelle schwache basophile Knorpelbildung zwischen dem Perioste und dem Knochen, ohne jeden Zusammenhang mit dem axialen Strange. Das Präparat zeigt die grösste Ähnlichkeit mit T^2 5 VH. Wir verweisen auf die Beschreibung an jener Stelle (pag. 7).

Besprechung der fremden und eigenen Resultate.

I. An Tritonen.

Nach den Untersuchungen von Hansen wird der basophile Charakter des normalen Knorpels bedingt durch seinen Gehalt an Chondroitinschwefelsäure. Cresylviolett und Methylenblau sind als Farben betrachtet Basen. Violette Tinktion infolge Behandlung mit Cresylviolett, blaue bei Färbung mit Methylenblau beweisen, dass an diesen Stellen Chondroitinschwefelsäure enthalten ist. Reagiert ein Gewebe auf die Einwirkung des Säurefuchsins hin

mit Rotfärbung, so besteht es aus Kollagen. Über Histogenese des Knorpels ist eine umfangreiche Literatur vorhanden. Von neueren Autoren sind besonders hervorzuheben: Hansen, Schaffer und Studnička. Letzterer gibt in seiner Arbeit aus dem Jahre 1904 eine zusammenhängende Besprechung der gesamten Forschungsresultate. Er selbst hat seine Untersuchungen an Flossenstrahlen von Selachiern und Teleostiern vorgenommen. Die Entwicklung des Knorpels schildert er folgendermassen: Zunächst bilde sich ein Mesenchymgewebe; Zellen mit feinen exoplasmatischen Verbindungen, welche sich zu schmalen azidophilen Zwischenwänden umbilden. Letztere vergrössern sich, werden basophil und stellen so zusammen mit den Zellen fertiges Knorpelgewebe dar. Schaffer fasst die erste mesenchymatische Anlage als Synzytium auf, hat sonst bei seinen Untersuchungen im wesentlichen das gleiche gefunden.

Die Literatur über Knorpelneubildung bei den regenerierenden Amphibienextremitäten beschränkt sich auf die Angaben Wendelstadts. Aus der umfangreichen Arbeit Goettes können wir für unsere Untersuchungen nur die Angabe verwerten, dass die Regeneration des Knorpels als Wiederholung der Ontogenese vor sich gehe. Strasser hat eine grössere Arbeit (79) über die ontogenetische Entwicklung der Tritonenextremitäten veröffentlicht. Spätere Autoren bringen im Grunde nichts Neues, so auch nicht Retterer (02). Strasser beschreibt ein axiales Blastem, in dem sich die erste Knorpelgrundsubstanz als Abscheidungsprodukt des Protoplasmas der Zellen bildet, im wesentlichen das gleiche, was Studnička sagt, der von einer exoplasmatischen Grundsubstanz spricht.

Embryonale Regeneration.

An den Präparaten mit embryonaler Regeneration können wir eine derartige Neubildung feststellen. Zuerst bildet sich ein Mesenchym (T^1 10 VE), darauf sehen wir manchmal ein äusserst kurzes Stadium, auf welchem feine azidophile Scheidewände die Zellen umgeben. Etwas später ist schon chondroitinschwefelsäurehaltige Grundsubstanz vorhanden. Die Entwicklung des embryonalen Knorpels der regenerierenden Extremitäten findet also in genau der gleichen Weise statt, wie sie Strasser bei der

Ontogenese des Tritonskeletts, sowie Studnička und die übrigen Autoren nach ihren Befunden beschrieben haben.

Myelogene Regeneration.

Wendelstadt bemerkt, er habe zwei Arten von Regeneration gefunden. Die eine aus dem Periost des stehen gebliebenen Knochens, die andere „aus dem den Knochen auskleidenden Zellmaterial". Was er hierunter versteht: Markgewebe oder den den Knochen von innen auskleidenden Knorpelzylinder oder den Knorpel des Gelenkkopfes, ist nicht ersichtlich. Am nächsten liegt noch, daran zu denken, er habe das Mark gemeint. In der Literatur ist häufig myelogene Knorpelbildung beschrieben worden. Nach Frakturen bildet das Knochenmark den intermediären Callus, der primär wie jeder Callus knorplig angelegt wird (Hamel), und daher auf eine Knorpelneubildung aus dem Mark zurückzuführen ist. Das Stützgewebe des Markes sehen wir bei Präparat T^3 7 VE allmählich in kollagene Knorpelgrundsubstanz übergehen und schliessen daraus, dass an dieser Stelle eine myelogene Knorpelregeneration stattgefunden hat. Es ist auch in anderen Fällen, wo der Operationsschnitt die Markhöhle eröffnet, die Annahme gerechtfertigt, dass das Gewebe derselben sich an der Neubildung mitbeteiligt. Zu einem Trugschluss könnte die Betrachtung der Präparate T^1 10 VE und T^1 12 VH verleiten. Hier befindet sich zellreicher junger Knorpel im Innern des Knochens. Myelogener Herkunft kann er aber nicht sein, denn er steht in keinem Zusammenhang mit dem Gewebe des Marks. Er stammt vielmehr von dem stark gewucherten embryonalen Strang, der von aussen her in den eröffneten Knochen hineingewuchert ist.

Das vorhin erwähnte Stadium der Knorpelentwicklung, auf welchem sich äusserst feine azidophile Wände zwischen den Zellen befinden, wird bezeichnet als Vorknorpelgewebe oder protochondrale Substanz (Schaffer), auch als chondrogenes Gewebe oder kurz mit dem Wort Vorknorpel (Strasser). Nach Untersuchungen der verschiedenen Autoren wird diese Vorstufe bei jeder Knorpelentstehung, und zwar gewöhnlich ziemlich schnell, durchlaufen, bildet aber bei manchen Tieren ein dauernd bestehendes Gewebe, so bei Petromyzon und bei Mollusken (Renaut: „tissu fibrohyalin"). Näheres findet sich bei Studnička (04) angegeben.

Charakteristisch für Vorknorpel ist nach letzterem erstens die azidophile Zwischensubstanz, zweitens das Überwiegen der Zellen, um welche das Grundgewebe so schmale Streifen bildet, dass man an ihnen kaum zwei Konturen erkennen kann. Beim „embryonalen" Knorpel, welcher gleichfalls grosse Mengen von Zellen enthält, sind die Wände des Grundgewebes bedeutend stärker. Besonders wichtig scheint uns der azidophile Charakter des protochondralen Gewebes zu sein gegenüber dem fertigen Knorpel, dessen auffälliges Kennzeichen gerade der Gehalt an Chondroitinschwefelsäure ist. Daher wollen wir das kollagene Gewebe, wie wir es bei den axialen Regeneraten der Tritonen finden, bei denen die Extremitäten tief am Unterschenkel amputiert worden waren, auch als Vorknorpel bezeichnen, trotzdem hier gerade mächtig entwickelte Zwischensubstanz vorhanden ist, während das von Studnička beschriebene chondrogene Gewebe sich gerade auszeichnet durch die Dünne der die Zellen umspinnenden Schichten. Wo ein Dickenwachstum derselben bei dauernder Funktion des Gewebes stattfindet, geschieht es durch Fibrillen, welche sich zwischen den Lamellen der Scheidewände ablagern und dann als solche noch deutlich zu erkennen sind (Studnička). Die voluminöse Grundsubstanz, welche wir bei dem Vorknorpel der Tritonen finden, lässt dagegen keinen fibrillösen Bau erkennen, sondern besteht aus einer homogenen Masse. Das axiale Regenerat, jetzt auch mit dem Namen protochondrale Substanz etc. bezeichnet, bleibt verhältnismässig lange Zeit in Funktion. Es findet sich als fast ausschliesslich azidophiles Gewebe ca. vom 16.—21. Tage nach der Operation und gleicht histologisch bis auf das Fehlen der Chondroitinschwefelsäure dem normalen alten Gelenkknorpel. Man könnte wegen dieser morphologischen Ähnlichkeit daran denken, dass eine chondrogene Regeneration aus letzterem stattgefunden habe.

Chondrogene Regeneration.

Ribbert bestreitet entschieden, dass Knorpel aus Knorpel gebildet werden könne, „Träger der Regeneration sei stets das Perichondrium". Matsuoka kommt auf Grund von Versuchen am Kaninchenohr zu dem gleichen Resultat. Wendelstadt streift die Frage der chondrogenen Knorpelregeneration in seiner Arbeit über den Triton nicht. Unsere Präparate zeigen den

alten Knorpel, der als Matrix für das neue Gewebe in Frage käme, stets nur im Zustande dss Abbaues. Riesenzellen lösen die Grundsubstanz auf. Die Zellen selbst bieten stets das Aussehen des Verfalles und sind in den eröffneten Knorpelkapseln entweder ganz oder bis auf kümmerliche Reste geschwunden. Es fehlen somit alle Zeichen, die auf eine Neubildung, ausgehend von den Zellen oder der Grundsubstanz des alten Knorpels, schliessen lassen. Auch an eine Umwandlung in neues Gewebe ist nicht zu denken, da das vorhandene ja völlig zerstört wird. Es beginnt die Anlage des axialen Regenerats stets in dem jungen Mesenchym, entfernt vom Stumpf, und nähert sich demselben erst durch späteres Auswachsen, wobei alt und neu gewöhnlich noch durch eine schmale Zwischenschicht zellreichen (embryonalen) Knorpels getrennt bleiben (pag. 9). Nach diesen Erörterungen muss eine chondrogene Neubildung, ausgehend von dem Gewebe des alten Gelenkkopfes, geleugnet werden, trotz seiner histologischen Ähnlichkeit mit dem axialen Knorpel.

Kollagene Regeneration.

Um zur Beantwortung der Frage nach der Herkunft des protochondralen Regenerats zu gelangen, wollen wir ausgehen von dem Befunde des Präparates T^3 9 VH, pag. 9. Über dem Stumpf der Ulna liegt mesenchymatisches Gewebe; um die Zellen sieht man äusserst feine azidophile Schichten. Zwischen diesen beginnt von aussen her, wo Bindegewebsfasern der Tela subcutanea und Stränge des von dem resorbierten Knochenende herstammenden Periosts liegen, die Abscheidung der massigen Vorknorpelgrundsubstanz. Auf der Schnittserie, wie auch bei allen anderen Präparaten kann man mit Sicherheit feststellen, dass die Bildung chondrogenen Gewebes ihren Ausgang nimmt von den peripher gelegenen Teilen, wo sich Kollagenfibrillen finden, und dass dasselbe nach innen zu gegen die Achse des Skeletts hin weiter wächst (pag. 10). Es sind die zentralwärts gerichteten Ausläufer der Grundsubstanz beschrieben worden. Die Faserzüge befestigen sich an das Gewebe des Vorknorpels, setzen sich aber nicht in ihm fort, sondern erscheinen an der Berührungsstelle in die azidophile Grundsubstanz aufgelöst, die stets eine völlig homogene Struktur zeigt. Nach allen diesen Befunden wird man zu der Auffassung gedrängt, dass der erste Anstoss zur Bildung des

protochondralen Gewebes ausgegangen sein muss von den Bindegewebs- und Periostfibrillen, derart, dass eine Umbildung und Umschmelzung derselben in chondrogene Substanz stattgefunden hat. Ein Teil der Faserzüge bleibt in seiner ursprünglichen Gestalt erhalten, legt sich auf die Oberfläche des axialen Knorpels und ermöglicht so dessen häufig beschriebene scharfe Grenze gegen das umliegende Gewebe, während nach innen zu, wo wir den langsamen Übergang sehen, das Wachstum der Grundsubstanz fortschreiten muss. Die Weiterbildung erfolgt jetzt durch Abscheidung aus dem Protoplasma der Mesenchymzellen. Es entstehen so am Ende der Regenerationsstümpfe die kugeligen axialen Regenerate (pag. 7), in deren Zentrum nach dem eben Gesagten das jüngste Gewebe liegen muss. Auffällig ist das Verhältnis der geringen Anzahl von Zellen zu der mächtig entwickelten Grundsubstanz. Junges Stützgewebe zeichnet sich im allgemeinen gerade durch Zellreichtum aus. Nun findet man in dem Mesenchym, bevor die Bildung des axialen Knorpels beginnt, reichlich Mitosen. Nachher haben wir auch nicht eine einzige Teilungsfigur sehen können. Erfolgt keine weitere Zellvermehrung, so erklärt sich das Missverhältnis ganz ungezwungen: die Zahl der Zellen bleibt nahezu die gleiche und die Grundsubstanz vermehrt sich immer stärker, erhält so das Übergewicht und bildet das Charakteristikum des ganzen Gewebes.

Es fehlt der protochondralen Substanz noch der für fertigen Knorpel so bezeichnende Gehalt an Chondroitinschwefelsäure. Wir sahen dieselbe im Verlaufe der Entwicklung in konzentrischen Schichten um die Zellen auftreten (T^2 2 HH, pag. 7) und fanden hin und wieder an Stellen, wo das Protoplasma geschrumpft war, zwischen ihm und der Wand der Grundsubstanz feine violett gefärbte Bälkchen hinüberspinnen (s. Fig. 12), die das Protoplasma wie Haltefäden an die Knorpelkapsel zu befestigen scheinen. Ist die in der Grundsubstanz auftretende Chondroitinschwefelsäure primär im Zellprotoplasma vorhanden, so wird sie bei der Retraktion desselben zum Teil herausgepresst werden, und kann sich von Stellen her, wo die Zelle ursprünglich der Kapselwand anlag, als Haltepunkt zu Fäden ausziehen, die am anderen Ende das Protoplasma fixieren. Deuten wir das auf Fig. 12 dargestellte Präparat in der eben geschilderten Weise, so ist umgekehrt der Schluss erlaubt, dass die im Knorpel

konzentrisch um die Zellen auftretende Chondroitinschwefelsäure ein Ausscheidungsprodukt des Protoplasmas ist, trotzdem sich in ihm niemals basophile Substanz auf färberischem Wege hat nachweisen lassen. Es braucht ja die Chondroitinschwefelsäure, solange sie im Zellprotoplasma vorhanden ist, noch nicht reaktionsfähig auf Cresylviolett und Methylenblau zu sein. Andererseits besagt das seltene Auftreten des beschriebenen Kunstproduktes nichts gegen unseren Schluss über das Entstehen der Chondroitinschwefelsäure. Denn es ist das wahrscheinlichste, dass derartig feine Brücken basophiler Substanz durch die mechanischen Insulte bei Färbung und Entwässerung der Schnitte in der Mehrzahl der Fälle fortgeschwemmt werden. An Präparaten, wo das protochondrale Gewebe des axialen Regenerats auf den alten Knorpel des Skelettstumpfes zu liegen kam (pag. 9), beginnt von der Berührungsstelle beider aus eine langsame färberische Abtönung der jungen Grundsubstanz nach aussen zu. Man kann wohl die Anschauung vertreten, es fliesse die nach Zerstörung eines grossen Teils des Knorpels frei gewordene und dann in dem erhalten gebliebenen aufgestapelte Chondroitinschwefelsäure auf das anliegende junge Gewebe hinüber und rege die Zellen nun ihrerseits zur Abscheidung von Chondroitinschwefelsäure an. Wir sahen besonders um die dem alten Knorpel nahen Zellen äusserst intensiv gefärbte Ringe und ein Weiterströmen des basophilen Agens nach der Peripherie zu um Zellen, die selbst noch keine Abscheidung vornehmen können, da sie von einer Schicht ungefärbter Grundsubstanz umgeben sind. Es hat in dem Vorknorpel von T^3 9 VH eine so massenhafte Ablagerung von Chondroitinschwefelsäure stattgefunden, welche nicht durch die alleinige Tätigkeit des Zellprotoplasmas erklärt werden kann. Wie die Präparate zeigen, findet die Abscheidung des basophilen Agens aus dem Protoplasma der Zellen in nur äusserst langsam wachsenden konzentrischen Schichten statt.

Zwischen der protochondralen Substanz und dem alten Skelett liegt äusserst häufig eine schmale Schicht zellreichen basophilen, embryonalen Knorpels (T^2 1 HH, T^3 3 VH). Wie die späteren Stadien der Entwicklung zeigen, findet in allen Fällen, wo die Regenerate als axiale azidophile Massen auftreten, die Weiterbildung auch peripherwärts in Gestalt eines embryonalen Knorpelstranges statt. Die Lage der Zwischenschicht ist so zu

erklären, dass ihr Gewebe durch die entfernt vom Stumpf im Anschluss an Kollagenfibrillen mächtig wuchernde protochondrale Substanz an den Stumpf herangepresst wurde. Andererseits ergibt sich für die Topographie des axialen Knorpels, dass er sich einschiebt zwischen die vom Operationsschnitte her als Wiederholung der ontogenetischen Entwicklung sich bildende skelettogene Anlage.

Periostale Regeneration.

Kölliker sagt: Die Umbildung von Periost in Hyalinknorpel sei bei Menschen selten, konstant bei den übrigen Tieren zu finden. Das Auftreten eines periostalen Callus nach Frakturen ist bekannt. Es liegt die Möglichkeit nahe, auch bei der Regeneration von Amphibienextremitäten an eine Mithilfe des Periostes zur Neubildung des Skeletts zu denken. In der umfangreichen Arbeit Goettes finden sich keine diesbezüglichen Angaben. Seine Ausführungen lassen nur vermuten, dass der regenerierte Knorpel der Versuchstiere aus dem Periost des alten Knochens stamme. Morgan (Regeneration) erwähnt, dass er bei der Präparation eines regenerierten Beines von Pletodon cinereus hat beobachten können, dass das neue Knorpelgewebe in der Tat vom Periost des alten Knochens herstamme. Die Bemerkung Morgans gibt uns nur einen ganz unbestimmten Anhalt. Wendelstadt glaubt eine periostale Knorpelneubildung bei Tritonen gesehen zu haben. Er hält diesen Umbildungsvorgang für etwas ziemlich Selbstverständliches und verweist zum Beweise seiner Anschauung auf Abbildungen. Diese zeigen nur dem Knochen aufliegendes Knorpelgewebe mit Zellen in mitotischer Teilung und lassen die Schlussfolgerung Wendelstadts sicherlich noch zweifelhaft erscheinen.

Bevor wir untersuchen können, ob eine Umwandlung von Periost in Knochen stattfindet, müssen wir uns über den histologischen Bau beider Gewebe klar sein. Das Charakteristikum für Knorpel ist zellumfassende, chondroitinschwefelsäurehaltige Grundsubstanz. Periost wird von den einen Autoren als Bindegewebe betrachtet, andere sagen, es sei als ein knorpelähnliches Gewebe anzusehen. Virchow vermittelt. Er sagt: „Wenn der eine hier wirklichen Knorpel, der andere ein dem Knorpel ähnliches Gewebe, der dritte Bindegewebe, der vierte ein eigentüm-

liches Blastem sah, so ist der Unterschied meist nicht so gross als es schien". Eine zusammenfassende Besprechung der neueren Arbeiten findet sich bei Kapsammer. Er kommt zu dem Resultat, dass Periost ein Gewebe ist, welches bald mehr dem Bindegewebe, bald mehr dem Knorpel gleicht. Diese Anschauung wird am meisten den verschiedenen Untersuchungsergebnissen gerecht. Da hiernach Knorpel und Periost als so nahe verwandte Gewebsarten aufzufassen sind, ist eine Umwandlung von Periost in Knorpel auch dann leicht anzunehmen, wenn man auf dem Standpunkt steht: Metaplasie findet höchstens zwischen ähnlichen Geweben statt.

Für die Untersuchung nach periostaler Regeneration kommen in Frage die Präparate, welche die periphere Knorpelauflagerung um den alten Knochenstumpf nahe und zentral von dem Operationsstumpf zeigen. Der Knorpel dieses Ringes könnte entstanden sein aus gewöhnlichem Bindegewebe, aus dem ihm dicht anliegenden Knochen oder aus dem Periost. Embryonaler Herkunft kann er schon deswegen nicht sein, weil es zentralwärts von dem Amputationsquerschnitt nur altes und kein embryonales Gewebe gibt.

Das Bindegewebe als Matrix ist ohne weiteres auszuschliessen, denn es steht nirgends mit dem Regenerat in Verbindung, das vielmehr allseitig vom Knochen und Periost fest umschlossen wird. Im Knochen ist weder eine Zellvermehrung, noch eine Wucherung zu finden, wie sie ein Gewebe, welches etwas Neues bildet, aufweisen müsste. Auch sehen wir an keiner Stelle in die Zwischensubstanz eingeschmolzene Kanäle, durch welche etwa Knochenzellen ausgewandert sein könnten, die dann den fraglichen Knorpel gebildet hätten. Osteogener Herkunft kann die periphere Neubildung mithin nicht sein. Danach käme als Bildungsstätte für dieselbe eigentlich nur das Periost in Frage.

Zunächst einige Worte über den histologischen Aufbau desselben. Es zeigt den Charakter des Kollagengewebes in allen nach Hansen gefärbten Präparaten durch die rote Färbung. An manchen Stellen sehen wir dicht auf dem Knochen eine Auflockerung der Fibrillen und zwischen ihnen schwache Andeutung von blauer Substanz, ein Übergang zum Bau des Knorpelgewebes T^4 9 VE, pag. 12. In den älteren Stadien, wo das Regenerat schon einen Ring um den Knochen bildet, zeigt das Periost eine starke Verdickung. Es muss in ihm eine Zellneubildung statt-

gefunden haben; das erste Anzeichen für ein in Umbildung befindliches Gewebe. Auffällig ist nur, dass keine Mitosen zu finden sind, rechtfertigt aber nicht zu der Annahme, dass eine Neubildung nicht stattgefunden habe. Denn die Vermehrung kann amitotisch vor sich gegangen sein, oder die Karyokinese verlief so schnell, dass sie nicht mehr fixiert werden konnte. Zwischen den Faserzügen sehen wir zarten blau gefärbten Knorpel, der an Ort und Stelle entstanden sein muss und durch sein Wachstum die Fibrillen auseinander getrieben hat (T⁴ 9 VE, pag. 12, T³ 3 VH, pag. 11). Nur auf ganz frühen Entwicklungsstufen sehen wir und zwar äusserst selten mitotische Teilungen (T² 5 HH). Damit ist der Beweis gegeben, dass sich infolge irgend welchen Reizes, wir nehmen an den Reiz der Operation, die Zellen des Periostes teilen, bevor es zu der Wucherung des ganzen Gewebes kommt, welche wir bei T⁴ 9 VE finden. Nahe den Mitosen liegen nun Zellen, die wegen ihres morphologischen Aussehens zum mindesten Abkömmlinge des Periosts sein müssen. Um diese Zellen hat sich basophile Knorpelgrundsubstanz abgelagert (siehe Fig. 7). Es hat also die Umwandlung von Periost in Knorpel stattgefunden, ein Vorgang, der noch deutlicher wird bei der Betrachtung einer anderen, früher beschriebenen Stelle desselben Präparates (Fig. 7). Hier sehen wir um eine Gruppe den Knochen deckender Periostzellen chondroitinschwefelsäurehaltige Zwischensubstanz abgelagert. Folglich ist ein Teil des periostalen Gewebes geschwunden, und an seine Stelle Knorpel getreten, dessen Zellen noch ganz den Typ der Periostzellen zeigen. Es sind flache Scheiben mit grossem Kern und wenig Protoplasma. Mit diesen Auseinandersetzungen haben wir den Beweis geführt, dass Metaplasie von Periost in Knorpel bei der Regeneration von Tritonenextremitäten stattfindet.

Der genauere Vorgang ist so zu denken, dass sich die Zellen oder vielmehr die Abkömmlinge der Periostzellen umbilden, während die Fibrillen an der Verwandlung unbeteiligt bleiben, denn sie durchsetzen noch auf frühen Stadien als rote Fasern den jungen Knorpel (T³ 3 VH, pag. 11; Fig. 5, T⁴ 9 VE). Später schwinden sie infolge Maskierung mit Chondroitinschwefelsäure. An anderer Stelle (pag. 18 ff.) hatten wir gefunden, dass die chondrogene Grundsubstanz des axialen Knorpels ihren ersten Ursprung nimmt aus Bindegewebs- und Periostfibrillen. Dieser

Unterschied wird vielleicht durch spätere Erörterungen bemerkenswerter, dort werden beide Regenerationsformen wegen ihres gesetzmässigen Eintretens je nach grösserem oder geringerem Substanzverluste als der kompliziertere und einfachere Vorgang bezeichnet. Komplizierter ist die periphere Neubildung schon deswegen, weil bei ihr die Zellen etwas ganz Neues bilden: basophile Grundsubstanz des fertigen Knorpels, und andererseits ist die axiale Regeneration einfacher, weil in ihrem Verlaufe etwas Vorhandenes, die Kollagenfibrillen, in noch chondroitinschwefelsäurefreies protochondrales Gewebe umgewandelt werden.

II. An Fröschen.

Periostale Regeneration.

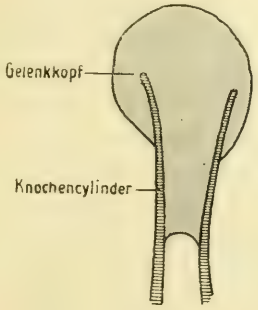
Nach Spallanzani besitzen Frösche und Kröten, solange sie jung sind, ein ähnliches Reproduktionsvermögen, wie die Tritonen. Er behauptet, dass auch völlig ausgewachsene Tiere die Beine regenerierten, dazu aber längere Zeit brauchten, als die Tritonen.

Diese Angaben Spallanzanis sind vielfach bestritten worden. In neuerer Zeit ist die Frage von Barfurth, Byrnes und Kochs erörtert worden. Ihre Untersuchungen bestätigen, dass die Extremitäten der Larven stets regenerationsfähig seien (Barfurth). Das regenerierte Glied bleibt aber an Grösse hinter dem nicht operierten stets zurück (Kochs). Nach der Metamorphose scheint die Regenerationsfähigkeit gänzlich erloschen zu sein (Byrnes).

Keiner dieser Autoren hat bei erwachsenen Tieren eine Reproduktion der Extremitäten feststellen können. Wichtig ist demgegenüber die Angabe Morgans (Experiments in Grafting 1908), dass die Vorderextremität ausgewachsener Frösche in manchen Fällen regenerationsfähig sei. Morgan hat beobachtet, dass erst ziemlich spät nach der Operation von der Amputationsfläche des Vorderbeins aus ein langer Auswuchs entsteht, der einen äusserst unvollkommenen Ersatz des Gliedes darstellt. Die histologische Beschreibung des neuen Gewebes gibt er nicht, er beschreibt nur, dass sich in manchen Fällen an dem Amputationsende nicht regenerierter Extremitäten eine Periostverdickung findet.

Unsere Versuche an ein Jahr alten schwanzlosen Fröschen ergaben, dass in der Mehrzahl der Fälle keine sichtbaren Veränderungen an dem Stumpf der amputierten Extremitäten vor sich gehen. Von den 27 zur Untersuchung kommenden Präparaten fanden wir bei zwei Exemplaren einen dem Schaft des Knochens aufsitzenden peripheren Knorpelring umgeben von verdicktem Perioste (Fig. 17 und 20). Bei beiden Tieren waren die Hinterbeine in der Mitte des Oberschenkels amputiert worden. Morgan hat Regenerate nur nach Operation des Vorderbeines gefunden.

Das Extremitätenskelett der Frösche besteht normal aus einem Knochenzylinder, der beiderseits in eine ihn umwachsende Knorpelmasse endet, welche zum Gelenkkopf wird. Nebenstehende Zeichnung veranschaulicht die Verhältnisse. Es fragt sich nun, ob der periphere Knorpel bei Fig. 17 und 20 als Neubildung oder als Rest des Gelenkkopfes zu gelten hat. Letzteres wäre ja möglich, wenn der Operationsschnitt den Knochen an seinem untersten Ende trifft, dann bliebe von dem knorpeligen normalen Skeletteil ein Ring um das äusserste Ende des Stumpfes erhalten und Gewebsmassen im Innern des Knochenzylinders. Schon die makroskopische Betrachtung ergibt bei unseren zwei Befunden ganz andere Verhältnisse. Das periphere Gewebe beginnt besonders bei Fig. 17 erst ziemlich weit zentralwärts von der Amputationsfläche und bildet eine unregelmässige, nicht zum vollen Ring geschlossene Masse (vergl. Rekonstruktion pag. 13). Ausserdem ist im Innern des Knochens keine Spur von Knorpelgewebe anzutreffen, welches gerade an dieser Stelle in noch grösseren Mengen vorhanden sein müsste, als peripherwärts, wenn der Ring der beiden Präparate ein Rest des Gelenkendes wäre. Entscheidend aber ist die mikroskopische Untersuchung des strittigen Gewebes. Wir finden einen zellreichen, spärliche Mengen basophiler Grundsubstanz enthaltenden Knorpel, während der des Gelenkkopfes gerade charakterisiert ist durch die geringe Zahl der Zellen und die grosse Masse von Grundsubstanz, mithin ein Gewebe von dem für jungen Knorpel typischen Aussehen, das als



10.

Neubildung am Knochenstumpf zu betrachten ist. Der Sitz des Regenerats zwischen dem stark gewucherten Periost und dem Knochen, sowie sein dem peripheren Knorpel der Tritonen völlig analoger histologischer Bau berechtigen uns zu der Annahme, dass das Knorpelgewebe von Fig. 17 und 20 als ein Umwandlungsprodukt des Periosts anzusehen ist. Das Wichtigste der Befunde ist, dass fertig entwickelte Frösche überhaupt Regenerationsvorgänge an ihren Beinstummeln zeigen.

Auch bei der Reproduktion der Tritonextremität findet sich in den Fällen, wo die Amputation in der Höhe des Oberschenkels erfolgte, zunächst nur eine periphere Knorpelauflagerung um den Knochenstumpf zentral vom Amputationsquerschnitte (T^1 4 VE, siehe Rekonstruktion pag. 5). Später setzt sich die Regeneration in Gestalt des embryonalen Stranges fort. Analog kann man annehmen, dass beim Frosch der periphere Knorpelring, wie wir ihn bei F 17 und F 20' finden, ebenfalls der Beginn einer Neubildung des Skeletts sei, welche dann fortgesetzt werde als embryonaler Strang.

In bezug auf die Angabe Morgans heben wir hervor, dass bei unseren Versuchen die Hinterbeine Regenerationsvorgänge zeigten, welche schon ziemlich früh nach der Operation einsetzen und bereits am 30. Tage p. op. zu einem stattlichen Knorpelring geführt haben (s. Fig. 14, Rekonstruktion pag. 13).

Nun braucht aber die periphere Knorpelmasse der beiden Beinstummel gar nicht das erste Stadium einer beginnenden Neubildung zu bedeuten, sie kann der atavistische Rest einer früher einmal vorhandenen Regenerationsfähigkeit des Gliedes sein. Auch ist noch fraglich, bis zu welchem Grade der Ersatz des Verlorenen geht, für den Fall, dass die amputierte Extremität wirklich neu angelegt wird. Es kann ja möglich sein, dass die von uns beobachteten Regenerationsvorgänge schon auf der frühen Stufe stehen bleiben, welche durch den peripheren Ring dargestellt wird. Aufklärung hierüber werden weitere ausgedehnte Versuchsanordnungen bringen. Vorläufig stellen wir aber fest, dass die Neubildung der Extremität des erwachsenen Frosches nur eine Ausnahme sein wird. Die Regenerationsmöglichkeit wird von den meisten neueren Autoren überhaupt geleugnet. Morgan fand hin und wieder eine unvollkommene Neubildung des Vorderbeins

und unsere Versuche ergeben nur in 7 % (28 : 2) der Fälle Befunde, die im günstigsten Falle als der Beginn einer Regeneration des Gliedes zu deuten sind.

III. An Axolotln.

Nach Wendelstadt entsteht der Knorpel der regenerierenden Axolotlextremität aus dem des stehengebliebenen Stumpfes ohne Beteiligung des Perichondriums. In allen Fällen zeigen unsere Präparate, dass der neue Knorpel von der Fläche des Amputationsstumpfes aus distalwärts weiter wächst. Ob er von dem alten herstammt und inwieweit das Perichondrium die Neubildung übernimmt, wagen wir nicht zu entscheiden. Eine Beteiligung desselben ist höchst wahrscheinlich nach allem, was wir über perichondrale Knorpelneubildung im allgemeinen (Ribbert, Matsuoka) und bei entzündlichen Vorgängen im besonderen wissen; gegen eine chondrogene Regeneration spricht das Fehlen von Zellwucherung im alten Knorpel. An dieser Stelle müssen wir eine Angabe Wendelstadts berichtigen, welcher sagt: bekanntlich kommt beim Axolotl noch keine Verknöcherung vor. Schon bei Axolotln von 8 cm Körperlänge ist das Mittelstück der Extremitätenskeletteile oberflächlich verknöchert. Die nach Hansen gefärbten Präparate zeigen auf beiden Seiten des soliden Knorpelstranges einen rot gefärbten Streifen, der sich durch das Vorhandensein von sternförmigen Zellen als Knochen erweist. Mithin gibt es beim Axolotl auch Periost, und wir erörtern, ob aus ihm eine Knorpelneubildung stattfinden kann. 15 Exemplare zeigten Neubildung der Extremitäten, unter ihnen fand sich bei einem Präparat, das ist in 6,7 % (15 : 1) der Fälle, zentral vom Amputationsschnitt wohlgefärbte Knorpelgrundsubstanz um Zellen des verdickten Periosts (A 12, Fig. 16). Dieser Befund hat grosse Ähnlichkeit mit dem, welchen wir bei T^2 5 H machten. Dort lagern wie bei A 12 ausser dem axialen Regenerat geringe Mengen basophilen Knorpels dem alten Knochenstumpf auf und erbringen wegen ihrer Beziehung zum umliegenden Gewebe den Hauptbeweis dafür, dass beim Triton eine Umwandlung von Periost in Knorpel stattfindet. Wir gehen wohl bei der Betrachtung der beiden Fig. 7 und 16 nicht fehl, den peripheren Knorpel von A 12 gleichfalls für periostaler Herkunft zu halten. Es umgibt auch hier basophile Grundsubstanz einzelne Zellen des dem

Knochen dicht anliegenden Periostes. Die Neubildung des Skeletts erfolgt zwar ausschliesslich durch die mächtig wuchernde axiale Masse ohne wesentliche Beteiligung des winzigen peripheren Gewebes. Aber das wichtige für unsere Betrachtung ist, dass sich auch beim Axolotl Metaplasie von Periost im Knorpel nachweisen lässt.

Beschreibung der drei bei den Tritonen gefundenen Regenerationsarten.

a) Nach ihrem zeitlichen Auftreten.

Die im Sommer amputierten Tritonen regenerierten schneller als die Versuchstiere des Winters. Schneller ging die Neubildung auch von statten, wenn nur wenig von der Extremität entfernt worden war. Ein langsameres Fortschreiten der Regeneration bei schlechtem Ernährungszustand, wie er durch zufälligen Futtermangel bedingt wurde, liess sich nicht feststellen.

Nach der Amputation setzt ein Resorptionsvorgang ein, ca. vom 6.—20. Tage, durch den der Knochen und Knorpel des äussersten Skelettendes zerstört wird, während das Periost desselben erhalten bleibt. Noch innerhalb dieses Stadiums, etwa mit dem 16. Tage, beginnt die Bildung des axialen Knorpels, der an den Stellen, wo er mit den das alte Gewebe zerstörenden Riesenzellen in Berührung kommt, gleichfalls aufgelöst wird. Erst nach dem Ablauf des Resorptionsvorganges am Skelettstumpfe, etwa vom 20. Tage an, lässt sich das erste Auftreten des peripheren Knorpels feststellen. Am spätesten, ca. mit dem 22.—23. Tage, beginnt die embryonale Regeneration.

b) Nach ihrem histologischen Bau.

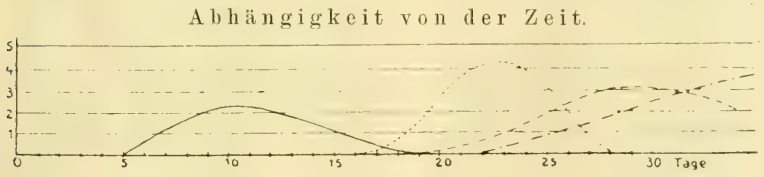
Der Knorpel derselben entsteht als Wiederholung des ontogenetischen Vorganges, aus dem von der Operationsstelle her weiter wachsenden embryonalen Gewebe des Regenerationszapfens. Histologisch sehen wir jungen Knorpel von typischem Bau, bestehend aus viel Zellen und geringen Mengen basophiler Grundsubstanz. In dem alten Gewebe des Stumpfes bildet sich durch Umwandlung von Periostzellen der periphere Knorpel. Er umgibt den Knochen ringförmig und verwächst mit dem embryonalen Strange, sodass beide gemeinsam dem Stumpfe hutförmig aufsitzen (siehe Rekonstruktion pag. 12). Seiner mikroskopischen Zusammen-

setzung nach gleicht der periphere Knorpel dem embryonalen. Das Vorhandensein von kollagenen Fibrillen zeigt in den ersten Stadien noch seine Abkunft aus dem Perioste an. Später verschwinden die Fasern wohl infolge Maskierung mit Chondroitinschwefelsäure. Die protochondrale Substanz (der axiale Knorpel) nimmt ihren Ursprung aus Periostfibrillen des resorbierten Knochenendes und aus Bindegewebsfasern des alten Gewebes. Sie bildet am Ende des Stumpfes eine kugelige Masse, in deren Fortsetzung dann der embryonale Knorpel die skelettogene Anlage bildet. Histologisch fällt das prochondrale Gewebe auf durch das Verhältnis von wenig Zellen zu grossen Mengen kollagener Grundsubstanz.

c) Nach ihrer Abhängigkeit vom Ort der Amputation.

Keinen Einfluss scheint die Wahl der Amputationshöhe auf das Entstehen des embryonalen Knorpels zu haben.

Derselbe bildet sich in dem nach jeder Operation entstehenden Regenerationszapfen und legt entweder allein das neue Skelett an, oder er setzt die mit den beiden anderen Regenerationsformen



11.

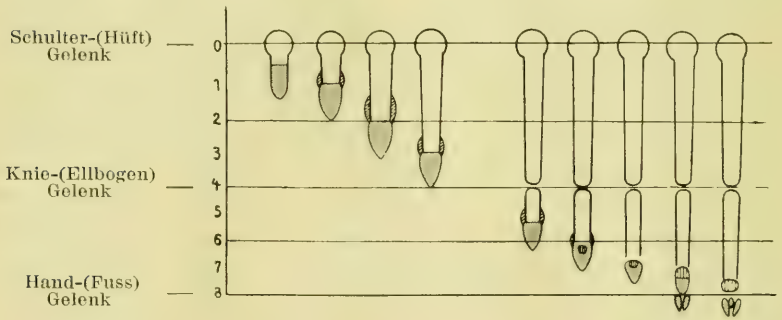
Ordinaten = Maß der Grösse; Abscissen = Zeit in Tagen; Resorption d. Alten ————; embryonale Regeneration — · — · —; axiale Regeneration ·····; periphere Regeneration - - - - - - - - -.

beginnende Neubildung fort. Abhängig von der Wahl des Amputationsortes ist das Auftreten des peripheren und axialen Knorpels. Der erstere bildet sich nach grösserem, der letztere nach kleinerem Substanzverlust. Wir finden nach Operation in der Höhe des Oberschenkels und des proximalen Teiles des Unterschenkels allein den peripheren Knorpel und zwar derart, dass seine Masse immer geringer wird, je weiter sich der Operationsschnitt dem distalen Ende der Extremität nähert. Hat dieser die Mitte des Unterschenkels getroffen, so legen sich nur noch kleine Mengen peripheren Knorpels an, und es beginnt die Entwicklung des

axialen, der an Grösse wächst, wenn der Amputationsquerschnitt distalwärts rückt, während gleichzeitig die periphere Bildung schwindet. Diese Verhältnisse lassen sich am besten graphisch veranschaulichen. Wir zeichnen in einer Reihe die Knochenstümpfe auf, wie sie je nach der Wahl der Amputationshöhe erhalten bleiben, und stellen die in den einzelnen Fällen sich ergebenden Knorpelregenerationen nach ihrem räumlichen Umfange durch die Grösse von farbigen Flächen dar. Die Figuren entsprechen sämtlich ungefähr dem Verhalten am 35. Tage nach der Amputation. Die Abhängigkeit der Neubildungen von der Zeit kommt in der anderen Tabelle zum Ausdruck.

Aus dem Schema ersieht man noch, dass die Neubildung ohne peripheren Knorpel allein als embryonaler Strang erfolgt,

Abhängigkeit von der Wahl des Amputationsortes.



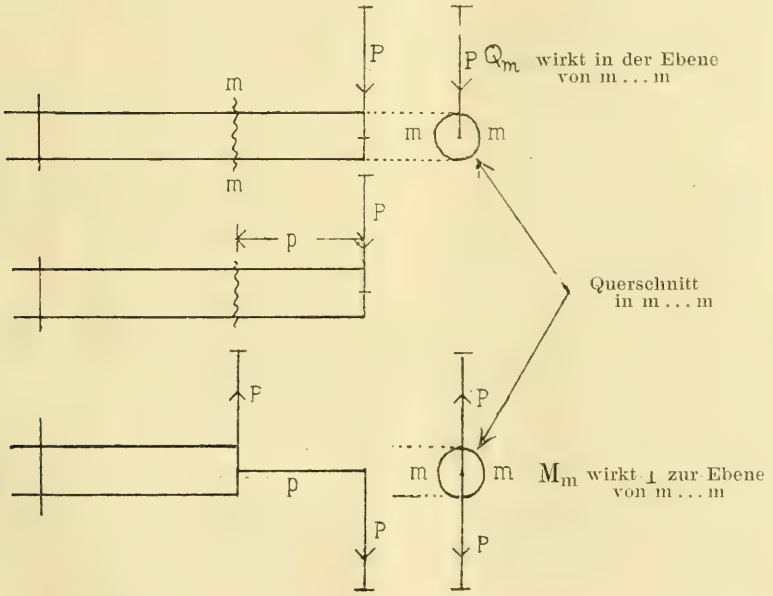
12.

wenn die Amputation nahe dem Schulter-(Hüft)gelenk stattfindet, ein Befund, der für spätere Betrachtungen von Wichtigkeit ist. Der nach Operation in der Mitte des Unterschenkels entstehende axiale Knorpel wird von dem embryonalen umschlossen; auf tieferen Querschnitten trennt die protochondrale Substanz den embryonalen Strang von den winzigen Mengen peripheren Knorpels, der dann ohne Zusammenhang mit der skelettogenen Anlage proximal von der Amputationsstelle dem Knochen aufliegt. Aus der Gesetzmässigkeit, mit welcher das axiale und periphere Regenerat je nach der Wahl des Amputationsortes sich bildet, können wir noch weitere Schlüsse ziehen.

Je grösser ein Substanzverlust ist, desto schwieriger ist der Ersatz des Verlorenen. Da nun die Neubildung in Gestalt eines

peripheren Knorpelringes nur dann eintrat, wenn ein grosser Teil der Extremität entfernt wurde, der axiale Knorpel ausschliesslich in den Fällen, wo der Gewebsverlust klein gewesen war, müssen wir erstere als die kompliziertere von beiden Regenerationsarten ansehen. Die periphere setzt im Vergleich zur axialen auch eine tiefgehendere Gewebsveränderung voraus und bedingt eine gewaltige Neubildung zentral vom Amputationsquerschnitt: also an Stellen, wo ein Substanzverlust nicht eingetreten war.

Es fragt sich, ob ein derartiger Aufwand von Material in Übereinstimmung steht mit statischen Verhältnissen. Wir wollen versuchen, uns



13.

die Spannungsverhältnisse in den einzelnen Querschnitten des regenerierten Gliedes zu veranschaulichen. Zunächst werden einige Vorbesprechungen nötig sein. Wir haben zu unterscheiden zwischen äusseren Kräften, denjenigen, die von aussen auf den Skelettstab wirken, und inneren, denjenigen, welche in den einzelnen Querschnitten vorhanden sind und dieselben vor Zertrümmerung durch die äusseren Kräfte schützen. Die inneren sind den äusseren entgegengesetzt, müssen zum mindesten gleiche Grösse haben wie diese und sind proportional der Festigkeit des Materials, aus dem der Stab besteht. Eine Kraft P (vergleiche die Skizze) beansprucht den Querschnitt m . . . m auf Schub und Biegung. Unter Schub oder Querkraft (= Q_m für den Querschnitt m . . . m) ist eine Kraft zu verstehen, die in der Ebene des

Querschnitts wirkt und gleich der Summe der äusseren Kräfte ist, in unserem Falle $Q_m = P$. Biegung wird bedingt durch das Biegungsmoment, oder kurz gesagt das Moment ($= M_m$), welches seiner Grösse nach gleich den äusseren Kräften ist, multipliziert mit deren Abstand vom untersuchten Querschnitt (also $M_m = P \cdot p$). Das Moment wirkt senkrecht zur Ebene von m . . . m und ist, wie wir aus seinem Wert P . p erkennen, eine Kraft höherer Ordnung als Q und wird daher für die Berechnung im allgemeinen das Ausschlaggebende sein. Damit der Stab nicht zertrümmert wird, müssen also die inneren Kräfte in m . . . m zum mindesten die Grösse haben

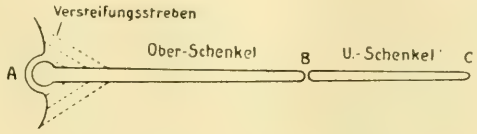
$$Q = - Q_m = - P \text{ und}$$
$$M = - M_m = - P \cdot p$$

Zur Berechnung und übersichtlichen Darstellung des in jedem einzelnen Querschnitte auftretenden Q und M bedient man sich in der Statik gewöhnlich graphischer Methoden. Man zeichnet den zu untersuchenden Stab massstäblich hin, dann lassen sich von einer darunter gelegenen Nullinie aus Kurven auftragen, die für jeden Punkt der genauen Beanspruchungsgrösse in dem darüberliegenden Querschnitt entsprechen. Es bildet die Kurve eine Fläche mit der Nullinie, genannt die Querkrafts- oder Momentenfläche. Die Länge der einzelnen Ordinaten derselben stellt dann den zahlenmässigen Wert für die Grösse des zugehörigen Q oder M dar. Diese graphische Methode ermöglicht uns eine äusserst übersichtliche Darstellung und soll im folgenden zur Anwendung kommen.

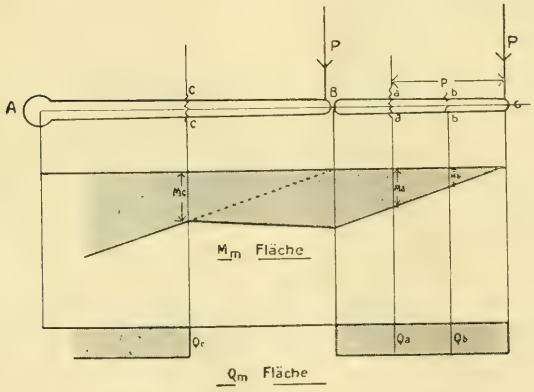
Der gefährlichste Querschnitt eines Stabes ist derjenige, welcher der äusseren Beanspruchung die geringsten inneren Kräfte entgegenzusetzen vermag. Bei einer regenerierten Extremität ist jedesmal der Querschnitt der gefährlichste, in welchem die Amputation erfolgt war, weil in ihm zwei Materialien verschiedener Festigkeit zusammenstossen, der alte Knochen und der junge Knorpel; ausgedrückt dadurch, dass die elastische Linie des Stabes in diesem Punkte einen Knick hat. Wir betrachten die Skelettachse eines Tritonbeins als aus zwei Hauptstücken bestehend, dem Oberschenkel und dem Unterschenkel. Die ungünstigste, für unsere Berechnung wichtigste Stellung des Schultergelenks ist die Fixation durch die vom Rumpf an den Oberschenkel angreifenden Muskel- und Bandmassen. Wir müssen also den Skelettstab als in A fest eingespannt ansehen. In B, dem Schultergelenk, nehmen wir der Einfachheit halber freie Beweglichkeit an.

Es sei zunächst a . . . a der Querschnitt, von dem die Regeneration begonnen hat. Die ungünstigste Laststellung für a . . . a ist die von P am Ende des Unterschenkels. Aus ihr ergeben sich die in der M_m- und Q_m-Fläche dargestellten Werte von Ma und Qa. Wenn sich die Extremität nur in Form eines axialen Stranges regeneriert hat, so ist der gefährliche Querschnitt a . . . a unfähig, die Beanspruchung aus $P \cdot p + P$ aufzunehmen. Die Folge muss sein, dass der Skelettstab in a . . . a infolge von $M = P \cdot p$. abgeknickt, infolge von $Q = P$ abgeschert wird. Dadurch würden die zarten Regenerationsprodukte in a . . . a leiden, wenn nicht gar zerstört werden und es wäre die Gefahr vorhanden, dass sich eine Pseudarthrose bildet. Nun sehen wir bei den Präparaten, welche in der Höhe von a . . . a

amputiert wurden, um den Stumpf des Knochens die Bildung eines peripheren Knorpelringes. Vom statischen Gesichtspunkt aus betrachtet, stellt ein solcher Ring die mechanische Verstärkung des betreffenden Querschnittes dar, welche es den inneren Kräften von a . . . a möglich macht, die Beanspruchung aus den äusseren aufzunehmen und den Querschnitt vor Zertrümmerung zu bewahren. Mithin können wir den peripheren Knorpelring auffassen als ein Schutz gegen Zerstörung der empfindlichen Neubildungen an der Operationsfläche des Stumpfes, vielleicht auch als einen Schutz gegen Pseudarthrosenbildung. Wandert der gefährliche Amputationsquerschnitt nach dem unteren Ende des Unterschenkels zu, so wird es schliesslich einen Punkt geben, nehmen wir an bei b . . . b, wo die Beanspruchung aus M und Q



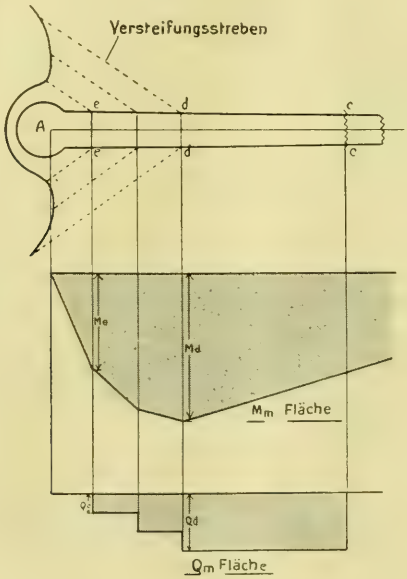
14.



15.

so klein wird, dass sie durch die inneren Kräfte des Querschnittes aufgenommen werden kann ohne eine äussere Verstärkung. Die Untersuchung der Regenerationsstümpfe hat ergeben, dass in Fällen, wo die Amputation tief am Unterschenkel erfolgte, als Neubildung der axiale Knorpel auftrat, ohne die periostale Verstärkung. Auf dem Wege von a . . . a bis b . . . b sollte man nach den statischen Betrachtungen einen immer schwächer werdenden periostalen Knorpelring erwarten. Die Ergebnisse der Befunde bestätigen diese Annahme. Es rückt jetzt der zu untersuchende Amputationsquerschnitt über das Gelenk B nach dem Oberschenkel auf A zu. Die gefährlichste Laststellung bleibt zunächst die von P in C, sobald aber m . . . m zirka die Mitte des Oberschenkels überschreitet, springt P von C nach B. Es ist dann der in

B auftretende Gelenkabzug gleich dem Zuwachs geworden, den das Moment durch den um B C verlängerten Hebelarm erhalten hat. Aus der Momentenfläche ersehen wir, dass das Biegungsmoment P . p für den nach A zu wandernden Querschnitt von c . . . c an noch im Wachsen begriffen ist. Die Versuchsresultate ergeben, dass von c . . . c bis d . . . d die peripheren Ringe an Grösse zunehmen (s. Schema pag. 30). Wir gelangen weiter nach A zu, dorthin, wo vom Rumpfe aus hinüber zum Oberschenkel Versteifungsstreben angreifen (die vom Schultergürtel an den Oberschenkel setzenden Muskel- und Bandmassen). Das Moment und die Querkraft nehmen, wie die zugehörigen Ordinaten zeigen, von d . . . d bis e . . . e schnell ab. M konvergiert nach A hin gegen Null, und Q hat den Wert Null schon eher erreicht.



16.

Zirka in der Höhe von e . . . e an einer Stelle, wo M und Q einen ganz geringen Wert erreicht hat, war Präparat T¹ 11 HE amputiert worden. Als Skelettbildung fand sich nur der embryonale Strang distalwärts von der Amputationsstelle und kein periostaler Ring.

Die Befunde, so besonders der letztere von T¹ 11 HE, zeigen, dass der Ring sich bildet proportional zu der jeweiligen Grösse der betreffenden Querschnittsbeanspruchung. Ist man der Meinung, dass statische Verhältnisse die Bildung des peripheren Knorpels bedingen, so kann man von einer Zweckmässigkeit des Naturvorganges sprechen, dass da, wo ein Bedürfnis nach Verstärkung vorhanden ist, dieselbe in Gestalt des Ringes geleistet wird, dort aber unterbleibt, wo das Bedürfnis nicht auftritt.

Ergebnisse.

Bei regenerierenden Amphibienextremitäten wandeln sich Teile des nach der Operation erhalten gebliebenen Gewebes in jungen Knorpel um. Der Hauptteil des neuen Skelettes bildet sich als Wiederholung des ontogenetischen Vorganges in Gestalt eines embryonalen Knorpelstranges. Eine chondrogene Regeneration findet nicht statt, also keine Knorpelneubildung aus dem artgleichen Gewebe des noch vorhandenen.

Tritonen:

Es entsteht

aus Periost- und Bindegewebsfibrillen: protochondrale azidophile Substanz
= axiale Regeneration,

aus Zellen des Periostes: basophiler zellreicher Knorpel
= periphere Regeneration,

aus dem jungen embryonalen Regenerationsgewebe wie bei der Ontogenese: basophiler zellreicher Knorpel
= embryonale Regeneration.

Nebenbei sei erwähnt, dass auch aus dem Knochenmark Knorpel entstehen kann.

Festzustellen ist ein gesetzmässiges Auftreten der drei Regenerationsarten, derart, dass stattfindet:

die embryonale Regeneration in jedem Fall unabhängig von der Wahl des Amputationsortes,

die axiale Regeneration nach Amputation eines geringen Teiles der Extremität.

die periphere Regeneration nach Amputation eines grossen Teiles der Extremität.

Die beiden letzteren Neubildungen treten ein proportional zu der jeweiligen statischen Beanspruchung des Querschnitts und zwar die axiale, wenn die Grösse derselben gering, die periphere, wenn sie gross ist.

Frösche nach der Metamorphose

zeigen in 7% der Fälle eine periphere Knorpelneubildung aus dem Periosteste des alten Knochens, die im günstigsten Falle als eine beginnende Regeneration des Skeletts zu deuten ist.

Axolotl:

In 6,6 % der Fälle finden sich am alten Knochen entfernt von der Amputationsstelle geringe Mengen peripheren Knorpels, der ein Umwandlungsprodukt der Zellen des Periostes ist.

Literaturverzeichnis.

Barfurth: Sind Extremitäten von Fröschen regenerationsfähig. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 95.

Derselbe: Experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmaßenteile bei Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 95.

Bonnet: Observations sur la Physique. Paris 1777.

Byrnes: Regeneration of the anterior limbs in the Tadpoles of frogs. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 18.

Ecker-Gaupp: Der Frosch

Fraisse: Die Regeneration von Geweben und Organen von Reptilien und Amphibien. Kassel 1885.

Goette: Über die Entwicklung des Extremitätenskeletts der Molche. Tübingen 1879.

Derselbe: Die Entwicklungsgeschichte der Unke.

Derselbe: Über Entwicklung und Regeneration der Extremitäten von Amphibien. Ber. d. 50. Vers. d. Naturforscher, 1877.

Hansen: Der Hyalinknorpel. Anat. Hefte, Bd. 27.

Derselbe: Genese einiger Bindegewebssubstanzen. Anat. Anz., Bd. 16.

Kapsammer: Über periostale Ossification. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50.

Leydig: Zelle und Gewebe, 85.

Loisel: Les cartilages linguaux des mollusques, structure et développement histogénique. Journ. de l'An. et Phys., Bd. 93.

Derselbe: Formations et évolution des élements du tissu elastique. Journ. de l'An. et Phys., Bd. 97.

Matsuoca: Regeneration des Knorpelgewebes Virch. Arch., Bd. 175.

Morgan: Regeneration of the leg of amphiuma means. Biol. Bull., Vol. 5.

Derselbe: Regeneration.

Derselbe: Experiments in Grafting. The amer. Natur., 1908.

Müller-Breslau: Graphische Statik.

Renaut: Traité histologie pratique, Bd. 93.

Retterer: Evolution du cartilage transitoire. Journ. de l'Anat. et de Phys., Bd. 36.

Schaffer: Grundsubstanz, Intercellularsubstanz und Kittsubstanz. Anat. Anz., Bd. 19.

Derselbe: Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und der verwandten Formen der Stützsubstanz. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 70.

Schaffer: Bemerkungen über Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50.
Derselbe: Schwanzflossenknorpel von Petromyzon und Ammocoetes. Anat. Anz., Bd. 19.
Spallanzani: Physikalische und mathematische Abhandlungen. Leipzig 1769.
Steuerthal: Periostale und endostale Knorpel- und Knochenneubildung bei Arthritis deformans. Freiburg i. B., 1905.
Strasser: Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel der Tritonen Morph Jahrb., 1879
Studnička: Histologische und histogenetische Untersuchungen über Knorpel, Vorknorpel und Chordagewebe. Anat. Hefte, Bd. 21.
Derselbe: Bemerkungen über Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 51.
Derselbe: Knorpelkapseln in den Knorpeln von Petromyzon. Anat. Anz., Bd. 14.
Wendelstadt: Experimentelle Studie über Regenerationsvorgänge am Knochen und Knorpel. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 63.
Derselbe: Über Knochenregeneration. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 57.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I.

Zeichenerklärungen.

ax Kp = axialer Knorpel } regenerierter Knorpel.
em Kp = embryonaler „ }
per Kp = peripherer „ }
al Kp = alter „
Kn = Knochen.
Per = Periost.
P fb = Periostfibrillen.
Bg fb = Bindegewebsfibrillen.
Kp gd = Knorpelgrundsubstanz.
ChKp gd = Chondroitinschwefelsäure in der Knorpelgrundsubstanz.
Mm = Muskelfasern.
Rz = Riesenzellen.
Ü = Übersicht.
D = Detail.
..... = Schnittlinie mit der Amputationsfläche. Das Regenerat liegt stets nach unten von der Schnittlinie.

Wegen der einheitlichen, auf drei Platten beschränkten farbigen Wiedergabe, kommt der Unterschied der mit Cresylviolett gefärbten Schnitte (6, 7, 12, 14, 15) zu den nach Hansen behandelten Präparaten nicht zum Ausdruck.

Fig. 1. T^1 4 V E. Hansen. Humerus.
Tb. (Tubuslänge) 170. Übersichtsbild
Ob. (Objektiv) 1.
Ok. (Okular) 1.
Vg. (Vergrösserung) 18 : 1.
Regeneration in Gestalt eines peripheren Knorpelringes (siehe die Rekonstruktion pag. 5).

Fig. 2 u. 3. T^1 12 V E. Hansen. Humerus.
Tb. 160.
Ob. 6 Detail Übersichtsbild.
Ok. 1. Vg. 255 : 1. Vg. 5 : 1.
Die neue Anlage der Vorderextremität besteht aus peripherem Ring und embryonalem Strang, am 34. Tage nach der Operation. Detail zeigt den peripheren Knorpel und den in die Markhöhle hineingewucherten embryonalen Knorpel.

Fig. 4 u. 5. T^3 3 V H. Hansen. Humerus.
Tb. 160. Tb. 160.
Ob. 6. Detail Ob. 1. Übersicht
Ok. 1. Vg. 255 : 1. Ok. 4. Vg. 30 : 1.
Beginn der peripheren Neubildung als kleines Knorpelhäufchen proximal von der Amputationsfläche. Dasselbe ist von verdicktem Periost allseitig umgeben und durchwuchert, wie die roten Fibrillen in der blauen Grundsubstanz zeigen. Das gewucherte Periost hat die Muskeln von ihrer Ansatzstelle am Knochen weit abgehoben.

Fig. 6 u. 7. T^2 5 H H. Cresylviolett. Fibula.
Tb. 160 Übersicht.
Ob. 6. Detail Vg. 12 : 1.
Ok. 1. Vg. 255 : 1.
Bildung von basophiler Knorpelgrundsubstanz um eine Zelle des Periostes.

Fig. 8. T^3 7 V H. Hansen. Radius. Ulna.
Tb. 160.
Ob. 3. Detail
Ok. 1. Vg. 60 : 1.
Gleichzeitiges Auftreten von peripherem und axialem Knorpel nach Amputation in der Mitte des Unterschenkels.
Ulna: Peripherer und axialer Knorpel.
Radius: Embryonaler Knorpel umschliesst die kleinen Mengen des axialen Regenerats.

Fig. 9. T^4 7 V E 2. Hansen. Radius. Ulna.
Tb. 160.
Ob. 3. Vg. 60 : 1.
Ok. 1.
Entstehen von axialem Knorpel während der Resorptionsvorgänge am Skelettende. Riesenzellen zerstören den alten Knorpel und Knochen des Radius. Entfernt von Ulna axialer Knorpel zusammenhängend mit Bindegewebs- und Periostfibrillen.

Fig. 10 u. 11. T^3 9 VH. Hansen. Fibula.
Tb. 160. Tb. 160.
Ob. 6. Detail Ob. 1. Übersicht
Ok. 1. Vg. 255 : 1. Ok. 1. Vg. 18 : 1.
Übergang von Periostfibrillen des resorbierten Knochenendes in protochondrale Substanz (axialer Knorpel).

Fig. 12. T^2 3 VH. Cresylviolett. Radius.
Tb. 160.
Ob. 6. Vg. 555 : 1.
Ol-Imm. $^1/_{12}$.
Beginn der Abscheidung von Chondroitinschwefelsäure aus Zellen des axialen Knorpels. Fäden basophiler Substanz spinnen sich von dem retrahierten Protoplasma einer Zelle hinüber zur Kapselwand, wo schon stärkere Ablagerung von Chondroitinschwefelsäure in Gestalt eines Ringes (R) stattgefunden hat.

Fig. 13. F 20 (Frosch). Hansen. Humerus.
Tb. 160.
Ob. 1. Vg. 18 : 1.
Ok. 1.
Peripherer Knorpel um den Femurschaft eines Frosches (siehe Rekonstruktion pag. 13). Die alte Haut hat sich über der Amputationswunde geschlossen.

Fig. 14 u. 15. A 12 (Axolotl). Cresylviolett. Tibia.
Tb. 160. Tb. 160.
Ob. 6. Detail Ob. 1. Übersicht
Ok. 1. Vg. 255 : 1. Ok. 1. Vg. 18 : 1.
Proximal von der Amputationsstelle hat sich basophile Knorpelgrundsubstanz um Zellen des gewucherten Periostes abgelagert.

Aus dem anatomischen Institut der Universität Bern.

Über den Bau der Herzmuskulatur.

Von

K. W. Zimmermann in Bern.

Die folgenden Zeilen bezwecken, den Nachweis zu führen dass die ursprüngliche Ansicht, dass die Herzmuskulatur aus allseits scharf begrenzten Zellen besteht, die allein richtige ist, entgegen der besonders von M. Heidenhain vertretenen neueren Anschauung, dass beim ausgebildeten Herzen Zellen oder zellenartige Gebilde überhaupt nicht existieren, dass vielmehr die Gesamtmuskulatur ein einziges, netzartig angeordnetes Syncytium mit eingestreuten Kernen und „Schaltstücken" bilde. Nachdem ich das Wesentliche durch eigene Untersuchungen festgestellt hatte, entschloss ich mich, die weitere Ausarbeitung, und zwar diejenige die Verhältnisse beim Menschen betreffend, Fräulein von Palczewska, diejenige der Säugetier-Herzmuskulatur Fräulein Werner zu überlassen. Dem Anteil entsprechend, welchen ich an diesen Arbeiten habe, werden alle das Sachliche betreffenden Bemerkungen und Aussetzungen an meine Person zu richten sein.

1. Über die Struktur der menschlichen Herzmuskelfasern.

Von

Irene von Palczewska aus Grodno.

Mit 18 Textfiguren.

Literaturübersicht.

Der Bau der Herzmuskulatur gehört zu denjenigen Gebieten, auf denen unsere Erkenntnis hin und her schwankt.

Nachdem es seit längerer Zeit festzustehen schien, dass die Herzmuskulatur aus Zellen zusammengesetzt sei, wurde in Arbeiten der letzten Jahre mit Bestimmtheit das Gegenteil behauptet.

Da es uns befremdlich vorkommt, dass so zahlreiche frühere Autoren, deren Darstellungen und theoretische Schlussfolgerungen uns ebenso „einfach, logisch und vernünftig, ohne ins Extravagante zu verfallen" (M. Heidenhain [17], pag. 77 im „Schluss") zu sein scheinen, wie diejenigen neuerer Untersucher, mit ihrer Anschauung total Unrecht gehabt haben sollten, und die Möglichkeit wohl vorliegt, dass die letzteren sich ihrerseits irren könnten, so wollen wir den Versuch wagen, zu entscheiden, auf welcher Seite das Recht liegt.

Hoffen wir, dass das oben zitierte Urteil M. Heidenhains über seine eigene Arbeit der vorliegenden Studie nicht vorenthalten werden möge.

Bevor wir unsere Untersuchungen, betreffend die Frage, ob bei dem erwachsenen Menschen Zellgrenzen vorhanden seien oder nicht, mitteilen, möge es uns gestattet sein, etwas genauer auf die Entwicklung dieser Frage einzugehen.

Unseres Wissens hat zuerst A. Leeuwenhoek 1694 (28) die netzförmige Verbindung der Herzmuskelfasern, und zwar bei Rind und Ente, beschrieben und wenigstens von der Ente abgebildet (Fig. 4 u. 5). In seinem in Briefform verfassten Werk „Arcana naturae" sagt er pag. 451 über die Struktur des Herzens vom Rinde: „tandemque comperi, particulas has carnosas ita esse concatenatas, ut impossibile esset eas separare sine earum

infractione". Und weiter über den Bau der Muskulatur des Entenherzens: „Ac comperi particulas carnosas in corde anatis aeque esse concatenatas ac partes in corde bovis. Sed partium carnearum concatenationem in anatis corde melius ob oculos ponere potui, quam antea in corde bovis ovisque potueram".

In gleichem Sinn, nur ausführlicher, sprechen sich Remak und Kölliker aus.

So fand R. Remak 1850 (39) beim Ochsen, Schaf, Schwein und Kaninchen, dass die Muskelfasern des Herzens sich verästeln und netzförmige Verbindungen eingehen. Er unterscheidet demnach „Hauptfasern, die parallel nebeneinander verlaufend einen Faserzug bilden, und Zwischenfasern, mittelst welcher jene miteinander netzförmig zusammenhängen. Die Zwischenfasern folgen im allgemeinen der Richtung des Faserzuges und verbinden daher die Hauptfasern unter spitzem Winkel."

Er macht auf den Unterschied zwischen Muskulatur der Atrien und der der Ventrikel aufmerksam: „In den dünnen Muskelschichten der Vorkammern und der muskulösen Bedeckung der Venenstämme verlaufen die Hauptfasern zuweilen nicht dicht nebeneinander und daher finden sich hier durchschnittlich grössere Netze und längere Zwischenfasern, als in den starken Faserzügen der Kammern". Weiter sagt er: „eine sehr dichte Verästelung und Netzbildung finde ich beim Menschen in der Wand der Kammern". Auch seien hier die meisten Zwischenfasern von der Stärke der Hauptfasern.

A. Kölliker 1852 (23) betont, dass die Anastomosen zwischen den Herzmuskelfasern besonders reichlich seien.

Der gleiche Autor machte 1859 (24) bei einem menschlichen Embryo die wichtige Entdeckung, dass dessen Herzmuskulatur aus einkernigen quergestreiften Bildungszellen zusammengesetzt ist.

Weiter fand A. Weismann 1862 (50), dass bei Fischen (Perca fluviatilis, Esox lucius, Cyprinus carpio, Barbus und Leuciscus rutilus et nasus), Amphibien (Frosch, Triton u. a.) und Reptilien[1]) (Lacerta agilis, Coluber natrix) die Herzmuskulatur aus quergestreiften, grösstenteils mit gewissen Mitteln isolierbaren Zellen besteht.

Bei Hühnerembryonen, einem Hasenfötus von 14 cm Länge und bei menschlichen Embryonen aus dem vierten und sechsten

[1]) Bei der Kreuzotter liessen sich keine Zellen mehr isolieren.

Monat konnte er deutlich scharf begrenzte Zellen nachweisen. Bei den menschlichen Embryonen enthielten dieselben je einen, nicht selten auch zwei ovale Kerne. Mehrmals sah er den Kern in deutlicher Teilung begriffen. Die Fig. 11 Bc auf Taf. III, auf welche er hinweist, enthält einen länglichen, in der Mitte eingeschnürten Kern. Bei den erwachsenen Vögeln und Säugern verschmelzen die Zellen vollständig zu einem „Flechtwerk von Bündeln". — „Indessen lässt sich doch auch am entwickelten Gewebe bei Säugetieren und Vögeln die ursprüngliche Zusammensetzung aus Zellen oft recht deutlich erkennen." Die bei Behandlung eines Herzmuskelstückes mit Kalilauge erhaltenen Bruchstücke „zeigen häufig deutlich die ursprüngliche Zusammensetzung aus Zellen, indem schräge Linien über sie hinziehen, denen entsprechend die nie fehlenden Kerne verteilt sind". Eine Isolierung einzelner Zellindividuen gelang ihm jedoch nicht.

Er spricht von einem „deutlichen Sarcolemma".

B. Gastaldi 1862 (14) beschreibt die gleichen Verhältnisse bei einem dreimonatlichen menschlichen Embryo und einem Kalbsembryo von 13 mm Länge, sowie am Herzen des Frosches, Cyprinus tinca und der Taube. Er konstatierte, „dass auch kurze Zeit nach der fötalen Periode das Herz der Vögel und Säuger seine zellige Struktur behält". So z. B. bei einem Hunde, den er 11 Stunden nach der Geburt tötete. Er glaubt wenigstens bei der Taube bewiesen zu haben, dass „die Muskelfaser des Herzens nicht das Resultat von mehreren miteinander verschmolzenen Zellen sei, und wir dieselbe deshalb noch jetzt als ein Primitivbündel zu betrachten haben".

Ch. Aeby 1863 (1) hat den allmählichen Verschmelzungsprozess der Muskelzellen zu Muskelfasern in allen seinen Stadien beim Hunde, bei der Ziege und beim Schafe verfolgt. Anfangs treten quere, den verschmolzenen Abschnitten der Zellmembran entsprechende Scheidewände „mit grosser Klarheit als glänzende, doppelt konturierte Linien hervor, später aber erscheinen sie getrübt, wie zerfressen, und verschwinden endlich ganz allmählich durch Resorption. Hiermit ist die normale Muskelfaser fertig."

Was die Verhältnisse beim Menschen anbelangt, so fand er bei einem fünfjährigen Knaben in allen „Muskelfasern, ob einfach oder verzweigt, im Innern sehr schöne Scheidewände in grösserem oder geringerem Abstande voneinander. Wie lange Zeit aber

die vollkommene Entwicklung sich verzögern kann, lehrt das Beispiel eines erwachsenen Menschen, wo die Scheidewände sich noch überall erhalten hatten. Das Aussehen war hier ein ausserordentlich zierliches, da die Grösse der einzelnen Glieder stellenweise eine äusserst übereinstimmende war." Bei einem anderen Individuum war „die Zusammensetzung aus den Zellen stellenweise schon ganz verwischt, stellenweise aber noch spurweise vorhanden". Dasselbe zeigte auch das Herz des Kaninchens und das der Hausmaus. So klar auch die queren Scheidewände seien, so sehr müsse vor Verwechselung mit kleinen Rissen oder querlaufenden Bindegewebsfasern gewarnt werden.

Aeby lässt also die Muskelfasern durch Verschmelzen von einfachen Zellreihen oder -ketten entstehen, gegen Weismann (seitliche Verschmelzung von ineinander geschobenen Zellen) und Gastaldi (Entstehen der Fasern durch Wachstum je einer Zelle).

Kölliker 1863 (25) bestätigt die Angaben Weismanns betreffend die Isolierbarkeit der Herzmuskelfasern der Fische und des Frosches durch Kali und Natron causticum, glaubt aber nicht, dass sie bei den Säugetieren und bei dem Menschen an ihren Seitenflächen miteinander verkleben können, dass vielmehr die Muskelfasern der Breite nach nur aus einer einzigen Zelle bestehen. Die Zellen sollen bei Säugern kurz und nur höchstens zweikernig bleiben. Beim Ochsen und beim Menschen gelang es ihm kurze einkernige Bruchstücke zu erhalten, die „kaum etwas anderes als die ursprünglichen Bildungszellen sein können".

F. N. Winkler 1865 (51) spricht über das Sarcolemma, scheint sich jedoch über diesen Begriff nicht recht klar zu sein, was daraus hervorgeht, dass er pag. 275 anführt, er glaube das Sarcolemma „mit Bestimmtheit einige Male gesehen zu haben", dann aber im nächsten Satze fortfährt: „weitere bindegewebige Scheiden sind jedoch im Herzfleisch nicht zu unterscheiden".

In einer weiteren Arbeit 1867 (52) spricht Winkler sich ebenfalls für das Vorhandensein des Sarcolemmas („Primitivscheide") aus.

C. J. Eberth 1866 (9) studierte das Herz des Menschen im normalen und pathologischen Zustande, — des Kalbes, Rindes, Pferdes, Hammels, Hundes, Kaninchens, der Katze, des Sperlings, der Taube, des Huhns, der Ente, der Ringelnatter, des Frosches und des Flusskrebses, — und zwar an dünnen, mit dem Rasier-

messer aus verschiedenen Gegenden des Herzens gemachten Schnitten, die er mit 1 % Argentum nitricum-Lösung behandelte und in Glyzerin und Canadabalsam untersuchte.

Wir halten es für angezeigt, auf die Befunde von Eberth etwas genauer einzugehen, zumal eine Reihe von später erschienenen Arbeiten von anderen Autoren im wesentlichen nur seine Befunde bestätigen, resp. dieselben in neuester Zeit angezweifelt werden.

Pag. 104 unten berichtet er, man erkenne „eine Mosaik von bald kleineren 0,01—0,03 mm im Durchmesser haltenden zu grösseren Bündeln und Balken vereinten Würfeln, bald wieder mehr verlängerte prismatische Stücke bis 0,09 mm in der Länge und 0,03 mm in der Breite. Daneben finden sich noch kürzere und längere Stücke mit kurzen Seitenfortsätzen. Weniger häufig aber keineswegs selten sind dichotomische Teilungen.

Während gestreckt verlaufende dunkle Linien die einzelnen Figuren seitlich einfassen, wird die terminale Begrenzung von bald geraden, bald auch zickzackförmigen quer oder schräg verlaufenden Linien gebildet.

Die Endflächen einzelner Stücke sind oft terrassenförmig eingeschnitten, oder von tiefen eckigen Furchen unterbrochen, in welche benachbarte Fasern entweder einzeln, was das gewöhnliche, oder zu zweien eingefalzt sind.

In ähnlicher Weise werden die Spalten, die zwischen zwei seitlich unter spitzem Winkel sich berührenden Feldern, oder zwischen den Teilungsstücken eines einfachen Gliedes übrig bleiben, von benachbarten Stücken ausgefüllt, so dass das Bild eines Mauerwerks aus sehr innig ineinander gefügten Gliedern entsteht (Taf. I, Fig. 22, 23, 24).

Während die kurzen Stücke näher dem Endocard liegen, wo sie die netzförmigen vorspringenden Muskelfäden bilden, finden sich die längeren Prismen mehr in den peripheren Schichten des Herzens, wenn auch nicht allein, sondern, wie dies schon v. Hessling hervorhob, neben den ersteren.

Die erwähnte Mosaik ist überall eine vollständige. Jedes Feld schliesst sich innig an seine Nachbarn an und nirgends findet sich das Bild netzförmig verbundener Bälkchen."

Es gelang auch Eberth, Präparate, an denen die Zellgrenzen durch Silber deutlich gemacht waren, durch 35 % Kalilauge in einzelne Zellen zu zerlegen. Die Trennung entstand stets in

den Silberlinien oder richtiger gesagt — Ebenen, so dass also die durch die Behandlung mit der Kalilauge erzielten Resultate vollständig mit denjenigen der Silberimprägnation übereinstimmten.

Die Existenz eines Sarcolemmas stellt er ganz in Abrede.

F. Schweigger-Seidel 1871 (41) bestätigt im allgemeinen die Angaben von Weismann, Kölliker, Aeby und Eberth und gibt nächst Eberth Abbildungen (Fig. 40, 41), welche man jetzt noch in jedem Lehrbuch der Histologie gebrauchen könnte. Deutlich treten in diesen Figuren die verhältnismässig breiten „Schaltstücke“ (M. Heidenhain) hervor. Er hebt hervor, dass man auch durch Anwendung anderer (aufhellender) Mittel, als sie frühere Untersucher benutzt haben, die Überzeugung gewinnen könne, „dass die Muskelfäden durch glänzende, querlaufende Linien in einzelne Abteilungen geschieden werden, und dass jede dieser Abteilungen einen Kern enthält“. Bei allen Isolationsversuchen kann man eine naturgemässe Trennungslinie von einer gewaltsamen Rissstelle wohl unterscheiden.

Gegen Eberth bemerkt er, dass wenn auch in stärkeren Muskelbälkchen die Zellen mit ihren Längsseiten, also quer zu den Bälkchen, sich unmittelbar aneinander legen können, doch keine kompakten Massen gebildet würden, vielmehr entstehen, im Gegensatz zur Stammmuskulatur, Muskelzellketten, welche durch zum Teil kurze seitliche Fortsätze zusammenhängen.

Ein Sarcolemma, „d. h. ein besonderes, abhebbares zartes Grenzhäutchen,“ hat er nicht auffinden können. Er vermutet, dass manche Beobachter ein, aus platten Zellen zusammengesetztes, die zwischen dünnen Muskelblättern befindlichen Spalten auskleidendes feines Häutchen als Sarcolemma angesehen haben.

Der erste, der überhaupt die Zusammensetzung der Herzmuskelfasern aus einzelnen Zellen leugnete, war G. Wagener 1872 (49). Er findet an 24 Stunden alten Hühnerembryonen nicht einmal Spuren einer Zusammensetzung aus einzelnen Zellen. Auch bei älteren Embryonen vermisst er dergleichen. An frischem oder mit Alkohol behandeltem Material erwachsener Tiere sieht er:

1. Querrisse, die sich an manchen Stellen dicht aufeinander folgen, wodurch die Behauptung, dass die Trennungen durch die natürlichen Grenzen der einzelnen Muskelzellen gebildet wären, widerlegt sein soll.

2. Eine andere Form von Querlinien, welche von Zenker als wachsartig bezeichnet wurde und mit den von Schweigger-Seidel (41) in Fig. 40 abgebildeten und als Zellgrenzen gedeuteten Querlinien übereinstimmen soll, — besitzt nach ihm eine Dicke von 1—30 Muskelquerstreifen und bildet bei stärkerer Entwicklung eine knotige Verdickung. „Es sind während ihres Ablaufes totenstarr gewordene kleinere oder grössere Kontraktionswellen."
3. Findet er Einschnürungen der Muskelbündel, an denen mehrere Querstreifen näher zusammengerückt sind. Solche Stellen können zu zwei oder drei dicht beieinander liegen. Zwischen den Einschnürungen liegt die Querstreifung weiter auseinander. Diese „Befunde liessen sich so auffassen, dass der Tod des Bündels eintrat, als gerade eine Kontraktionswelle entstehen wollte".

Auch er leugnet die Existenz eines Sarcolemmas „in dem Sinne, wie man es an den Primitivbündeln des Stammes zu unterscheiden pflegt".

L. Ranvier 1888 (38) lässt die Herzmukelfasern ein Netz bilden, zu dessen Beobachtung die Wand der Vorhöfe, bei denen das Muskelnetz viel weitere Maschen besitzt, besser geeignet sei, als die der Ventrikel. In der ganzen Tierreihe sollen „die Muskelfasern des Blutherzens aus miteinander verlöteten Zellen gebildet werden". Auch er hält die mit 40% Kalilauge erhaltenen ein- und zweikernigen Muskelstückchen für Zellen.

T. Browicz 1889 (4), 1893 (5) nimmt ebenfalls die Existenz der Herzmuskelzellen an, welche durch eine Kittsubstanz miteinander verbunden sein sollen. Er war der erste, der in dieser Kittsubstanz eine Stäbchenstruktur gefunden hat, und zwar an frischem in ½% Kochsalzlösung untersuchtem Material. Übrigens fand er, dass die Kittsubstanz nicht immer das gleiche Aussehen besitze: „Bald stellt sie sich als schmaler, homogener Saum dar, bald als breiter Streifen mit deutlichen Konturen, als wenn die Kittsubstanz gequollen wäre, bald endlich in Form breiter Streifen mit gegen beide angrenzenden Zelleiber scharf abgegrenzten, hellen Kontursäumen, zwischen welchen stäbchenartige, zur Achse des Muskelzellbalkens parallel gelagerte Gebilde sichtbar sind, stäbchenförmig gebaute Kittsubstanz."

B. Solger 1891 (44) fand bei $^3/_4$ bis 1 Jahr alten Schweinen in den Herzmuskelfasern 6, 8—12 Kerne. Diese Vermehrung soll „höchst wahrscheinlich auf dem Wege direkter Teilung" zustande gekommen sein. Er lässt die Frage unentschieden, „ob die axialen Myocard-Zellreihen als eine progressive Erscheinung im weiteren oder im engeren Sinne aufzufassen sind". An seinen Präparaten war „weder an den Hauptzylindern, noch an den ziemlich spärlichen Ästen derselben eine Spur der Kittlinien oder Zellgrenzen wahrzunehmen".

E. Przewóski 1893 (37) lässt die Herzmuskulatur aus bestimmt abgegrenzten Zellen zusammengesetzt sein und bildet solche auch in Fig. 1 ab. Am schmalen Ende der Zellen endigen die Fibrillen in Gestalt eines Knötchens. Er nennt die Summe aller annähernd in einer Ebene liegenden Knötchen „Stratum granulosum terminale". Von diesen Knötchen geht über die Zellgrenze hinaus je ein Faden, welcher den interzellularen Spalt durchsetzt und mit dem verdickten Endknötchen der Nachbarzelle sich verbindet. So werden also immer die Fibrillen der Nachbarzellen paarweise durch die Interzellularbrücken ähnlichen Fäden mit einander verbunden. Er vergleicht diese „prolongements filiformes tendus entre les cellules musculaires" mit den Interzellularbrücken der Riff- und Stachelzellen der Epidermis. In Fig. 1 seiner Arbeit finden sich rechts drei ganz kurze Muskelstücke, welche nicht ganze Zellen repräsentieren können. Er bezeichnet sie in der Figurenerklärung als „coupes des prolongements des cellules musculaires", spricht aber im Text nicht weiter davon. Es wird also nicht klar, wie er diese „prolongements" auffasst. Wir heben diese Teile der Figur deshalb besonders hervor, weil M. Heidenhain sich solcher Befunde als Beweismittel gegen die Annahme der Zusammensetzung der Herzmuskulatur aus Zellen bedient.

Przewóski hält es für möglich, dass die Interzellularbrücken aus zwei gleich langen, durch ein homogenes Zement miteinander verbundenen und je einer der Nachbarzellen gehörigen Stücken bestehen, kann jedoch etwas Bestimmtes darüber nicht angeben.

Cl. L. Hoche 1897 (18[1]) beschreibt ebenfalls in den

[1]) Zitiert nach Marceau (30). Die Originalarbeit war uns nicht zugänglich.

Schaltstücken kleine Stäbchen, welche mit Eisenhämatoxylin sich blauschwarz färben und in eine homogene, etwas weniger stark gefärbte Substanz eingelagert sind. Er nennt die Summe aller zusammengehörigen Stäbchen „zones des bâtonnets". Sie sollen unvollständige Zellgrenzen darstellen, indem einerseits auf beiden Seiten verschiedene physiologische Zustände bestehen können, andererseits Sarcoplasmamassen miteinander verwachsener Zellen zwischen den Stäbchen hindurch miteinander zusammenhängen.

Er spricht sich für die Existenz eines Sarcolemms aus, welches die Krauseschen Z-Membranen verbindend, festonsartige Bogen bildet.

W. Flemming 1897 (13) konnte an der Herzmuskulatur junger Salamanderlarven von einer Zerlegung in einzelne Zellen nichts sehen, vielmehr bildete die Muskulatur ein weitmaschiges kontinuierliches Geflecht.

R. Minervini 1898 (32) untersuchte die Strukturverhältnisse von zahlreichen Säugern, besonders vom Menschen, ebenso von Vögeln, Amphibien und Fischen. Er beschreibt besonders den feineren Bau bei menschlichen Föten aus der zweiten Schwangerschaftshälfte, bei Neugeborenen, beim Erwachsenen und bei alten Individuen. In allen Entwicklungsstadien spricht er von Herzmuskelzellen, welche beim Fötus „sono fusiformi, con estremi non molto affilati e talvolta arrotondati". Bei den Neugeborenen und in den ersten Lebensjahren „queste cellule progressivamente ingrandiscono".

Die Angaben über die Verhältnisse beim eben Erwachsenen und beim Greise sind insofern von besonderem Interesse, als Minervini, unseres Wissens zum erstenmal,[1]) wenigstens was den feineren Bau anbelangt, besondere Unterschiede zwischen den Muskelfasern der Vorhöfe und der Ventrikel und zwar besonders des linken hervorhebt. In den Vorhöfen sind weitaus die meisten Muskelzellen kleiner und reicher an Sarcoplasma und besitzen eine einfache Lage von Fibrillenbündeln in der Peripherie: „possono considerarsi come uno stadio di sviluppo meno perfetto e completo".

[1]) Die Angaben Remaks, betreffend Unterschiede zwischen Vorhof- und Ventrikelmuskulatur, beziehen sich nur auf gröbere Verhältnisse (Netzbildung s. o.).

Die Zellen der Ventrikelmuskulatur sind „più evolute, più complete, di dimensioni maggiori, le quali possiedono oltre alle colonnine muscolari periferiche o primarie, in maggior numero, anche colonnine interne, o secondarie, più o meno numerose (corrispondono alla descrizione del Koelliker e di tutti gli istologi moderni)".

Wir müssen noch hier betonen, dass Minervini die Kittlinien resp. Schaltstücke gar nicht erwähnt und im übrigen keine Beweise für die Abgrenzung von Zellen erbringt.

Im Gegensatze zu Solger lässt H. Hoyer 1899 (19) die Kernvermehrung der Herzmuskelzellen auf mitotischem Wege vor sich gehen und fasst die von Solger beim Schwein beschriebenen Kernreihen, welche er auch beim Kalb findet, als Ausdruck der abgelaufenen indirekten Kernteilung auf. Hoyer beschreibt die Herzmuskelzellen beim Kalbe als lange, faserartige Zellen, in deren Achse in gewissen Abständen voneinander längsovale Kerne aufgereiht sind. Da eine Segmentierung der Fasern in einzelne Zellterritorien in diesem Entwicklungsstadium noch nicht eingetreten ist, so muss man dieselben als Syncytien von Zellen auffassen. Erst bei ausgewachsenen Tieren erscheinen die Fasern durch quere Trennungslinien aus einzelnen Zellen zusammengesetzt, jedoch bei weitem nicht so deutlich wie beim Menschen. Seitlich gehen von den syncytiellen Zellen unter spitzen Winkeln Anastomosen ab, welche in entsprechende Fortsätze des Nachbarsyncytiums oder in dieses selbst ohne eine sichtbare Trennungslinie übergehen.

Von Interesse ist noch die Bemerkung, dass die Kerne eines „Syncytiums" immer zu gleicher Zeit sich zur Teilung anschicken und während der Teilung gleiche Stadien zeigen.

V. v. Ebner 1900 (10) schliesst sich im wesentlichen G. Wagener an, indem er von einem wahren Netze „völlig verschmolzener Fasern" spricht und die glänzenden, stark lichtbrechenden Querlinien, welche „einer Art von Kittlinien entsprechen", für Schrumpfkontraktionen („Verdichtungsstreifen" J. Schaffers) erklärt, „die in ähnlicher Weise beim Absterben auftreten, wie bei den quergestreiften Skelettmuskeln und wie bei glatten Muskeln".

Über die mit Silberbehandlung erzielten Resultate bemerkt er, dass die schwarzen Längslinien in den Längsspalten liegendes,

zartes, durch Silber imprägniertes Bindegewebe seien, dass die schwarzen Querlinien jedoch „den Grenzen quer abgebrochener Bindegewebshäutchen entsprechen, welche beim Abziehen mit der Pinzette samt den aus der Fläche heraustretenden Muskelfasern abgerissen wurden, oder auch Knickungsfalten solcher Häutchen". Es seien also die glänzenden Kittlinien und die schwarzen Querlinien der Silberpräparate nicht die gleichen Bildungen.

v. Ebner meint auch, dass die Anwesenheit von Kittscheiben ein wesentliches Hindernis für die Kontraktion bilden müsse. „Die Kittscheiben müssen als eine nicht kontraktile Verbindungsmasse gedacht werden, die aktiv nicht breiter werden kann. Es können daher die Fibrillen des kontraktilen Muskelsegmentes sich nicht in gerader Richtung, parallel der Achse der Faser verkürzen; sie müssten sich vielmehr während der Kontraktion, je mehr gegen die Mitte zwischen zwei Kittscheiben, um so mehr ausbauchen, und jedes Muskelsegment müsste im kontrahierten Zustande tonnenförmig werden", was nicht stattfände und physiologisch höchst unzweckmässig wäre.

Auch bei niederen Wirbeltieren sei durchaus nicht die ganze Herzmuskulatur aus lauter einkernigen, spindelförmigen, quergestreiften Muskelfasern zusammengesetzt. Bei den Embryonen der Säugetiere sei „kein Stadium nachzuweisen, in welchem die kontraktile Substanz auf einzellige Elemente beschränkt wäre". — „Querabgestutzte Zellen, welche reihenweise hintereinander verschmelzen, hat niemand in der typischen Herzmuskulatur eines Embryo nachzuweisen vermocht."

B. Solger spricht in einer anderen Arbeit 1900 (45) von Kernreihen „innerhalb eines gut abgegrenzten Zellterritoriums solcher Myocardbalken" beim Schwein. In demselben Material fand er auch Mitosen, neben amitotischen Teilungserscheinungen. An einer anderen Stelle (pag. 119) spricht er ebenfalls von „sog. Kittscheiben, welche an den Myocardzellbalken die Zellterritorien abgrenzen".

Wl. Szymonowicz 1901 (48) folgt im allgemeinen den Darstellungen von Przewóski, dessen Tafelfig. 1 und 2 teilweise in der Textfig. 49 und 51 wiedergegeben ist. Er nimmt also scharf begrenzte Zellterritorien, aber kein Sarcolemma an.

E. Godlewsky 1901 (15) hat die Entwicklung der Herzmuskulatur an Embryonen von Kaninchen, Mäusen, Meer-

schweinchen und Schafen untersucht und findet zuerst in der Herzwand sternförmige Zellen mit langen Ausläufern. Im Laufe der Entwicklung vermehren sich die Zellen und kommen dadurch näher aneinander zu liegen. Auch anastomosieren sie durch Ausläufer miteinander. Ob aber „ein wirkliches Syncytium durch vollständige Verschmelzung der Zellen vorliegt, oder ob durch spezifische Färbungsmethoden sich noch Zellgrenzen nachweisen lassen, das sind Fragen, die ich zurzeit noch nicht entscheiden kann. Auf Grund meiner bis jetzt hergestellten Präparate scheint mir ersteres wahrscheinlicher zu sein."

Bei der Entwicklung der Fibrillen sollen dieselben „vollkommen unabhängig von den einzelnen Zellterritorien von Zelle zu Zelle verlaufen, ohne dass dieselben die geringste Spur einer Unterbrechung erkennen lassen".

In seiner zweiten Arbeit drückt sich H. Hoyer 1901 (20), augenscheinlich durch die v. Ebnerschen Ansichten beeinflusst, weniger bestimmt aus. Bei Kaninchenembryonen „stellen sich die Herzmuskelzellen im mikroskopischen Bilde als kurze Spindeln dar, deren Abgrenzung infolge von zahlreichen von Zelle zu Zelle verlaufenden Fibrillen sehr schwierig ist".

Im Herzen von Kälbern oder Schafen glaubt er, gegen v. Ebner, doch stellenweise Querlinien gefunden zu haben, welche er als Zellenden anzusprechen geneigt ist. Bei einem Teil der sich nicht überall gleichenden Kittlinien des Menschen „hat man es wohl sicherlich mit Verdichtungsstreifen zu tun". „An anderen Stellen der Schnittpräparate sieht man Kittlinien von dem Verhalten und in der Anordnung, wie dieselben bisher beschrieben und als Zellenden anerkannt worden sind, und ich glaube, dass dieselben auch als solche anzusehen sind."

Auf die Arbeit von M. Heidenhain 1901 (17) wollen wir hier nur kurz eingehen, da wir bei der Besprechung unserer Befunde noch eingehend mit ihr uns zu beschäftigen haben werden.

Seine Anschauungen gehen aus folgenden Bemerkungen hervor, welche er gleich im Anfang seiner Arbeit bei Besprechung der v. Ebnerschen Untersuchungen macht: „Ich stimme nun dem vollständig bei, dass von Herzmuskelzellen schwerlich mehr die Rede sein kann, ebenso laufen sicherlich die Muskelfibrillen kontinuierlich durch die Fasern hindurch, indem sie die angeblichen Zellgrenzen glatt durchsetzen. Indessen bin ich in betreff jener

„Kittstreifen", die nach v. Ebner als eine Kontraktionserscheinung aufzufassen sind, zu einer anderen eigentümlichen Auffassung gekommen. Die massenhaften neuen Daten, welche ich in bezug auf diese Gebilde sammeln konnte, weisen nämlich unmittelbar darauf hin, dass jene Streifen oder Platten, welche in die Fasern eingeschoben sind, zur spezifischen Struktur des Herzmuskels gehören, und „dass sie nichts anderes sind als „Schaltstücke", welche dem Längenwachstum der Fasern dienen".

Pag. 38—40 gibt er Schemata über die Herzmuskelfaserung. In dem ersten Schema, welches der herkömmlichen, jedoch nach ihm unrichtigen Auffassungsweise entspricht, bildet er Reihen von allseits scharf begrenzten Zellen ab, die durch kleine seitliche Anastomosen zusammenhängen.

Im zweiten Schema bildet er auch seiner Anschauung entsprechende breite seitliche Verschmelzungen der Fasern ab und behält in ihm die nach seiner Meinung unrichtige regelmässige Gliederung in ein bis zwei Kerne enthaltende Segmente (Zellen) bei.

Das dritte Schema soll das wirkliche Verhalten darstellen. In ihm finden sich Schaltstücke zum Teil dicht hintereinander liegend, also Segmente zwischen sich schliessend, welche bei ihrer Kürze keine vollständigen Zellen sein können.

In dem letzten Schema, welches ebenfalls seine eigenen Anschauungen wiedergeben soll, bildet er ein Netzwerk ab, an dessen Knotenpunkten die Schaltstücke gezeichnet sind.

Was die Lage der Kerne anbelangt, so findet er sie bald mehr oberflächlich, bald mehr zentral liegend. „Jedoch liegen sie in der Tat niemals den Fasern oberflächlich auf."

In bezug auf das Sarcolemma gibt er an, dass die Herzmuskelfasern ein solches deutlich aufweisen. Es soll sich gerade so verhalten, wie dasjenige der willkürlichen Muskelfasern, d. h. mit den Grundmembranen oder Z-Streifen zusammenhängen und wie schon Hoche beim Herzen gefunden hat, Festons oder Arkaden bilden.

Spuler 1901 (46) äusserte bei der Diskussion über einen nicht im Druck erschienenen, aber mit der soeben zitierten Arbeit übereinstimmenden Vortrag (Versammlung der Anatomischen Gesellschaft zu Bonn), dass die „Zwischenglieder" (Schaltstücke) weder Absterbeerscheinungen noch Kunstprodukte seien. Er schliesst aus den oft verschiedenen physiologischen Zuständen zu beiden

Seiten der Zwischenglieder, „dass es Grenzen physiologischer Einheiten sind".

In der neuesten VI. Auflage Köllikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen gibt Kölliker 1902 (26) in dem von ihm selbst bearbeiteten Teil an, dass den Herzmuskelzellen das Sarcolemma mangele und die Kerne im Innern der Fasern liegen.

Im III. von v. Ebner 1902 (11) bearbeiteten Bande dieses Lehrbuches wiederholt dieser Autor im wesentlichen seine in der weiter oben zitierten Arbeit gemachten Angaben. Er betont, dass die fibrillär differenzierten Anteile der Herzmuskelfasern ein wahres Syncytium darstellen. „Was diskontinuierlich und den ursprünglich einfachen Bildungszellen (Myoblasten) vergleichbar ist, sind lediglich die um die Kerne befindlichen zentralen Anhäufungen von Sarcoplasma."

Ein Sarcolemma soll der Herzmuskulatur fehlen, obschon er pag. 611 angibt, dass das Sarcoplasma unmittelbar an der Oberfläche der Muskelfaser „noch eine besondere zusammmenhängende, dünne Schicht bildet, die am innigsten mit den Z-Streifen der Fasern verbunden ist und öfter als Sarcolemma bezeichnet wurde".

Fr. Marceau 1902 (30) findet wie v. Ebner, dass die „bandes transversales" (Kittlinien, Schaltstücke) regelmässig über die Balken zerstreut sind. Ausser solchen, welche regelmässige ein- oder zweikernige Segmente begrenzen, findet er andere, welche, sei es ganz kurze kernlose, sei es sehr lange vielkernige Segmente, zwischen sich fassen. Andererseits findet er, dass sie bei den verschiedenen Tierarten sehr verschieden reichlich vorkommen; sehr reichlich beim Hunde, sind sie seltener beim Menschen und Schaf. Aus diesem Grunde und auch wegen der Tatsache, dass sie bei Embryonen bis zur Geburt nicht vorhanden sind, glaubt er, dass man sie nicht für Zellgrenzen ansehen dürfe. Er sucht zu beweisen, dass v. Ebner nicht Recht hat, wenn er die fraglichen Bildungen für Verdichtungsstreifen hält; er glaubt vielmehr: „que les bandes transversales ou zones des bâtonnets sont des formations speciales, apparaissant à une époque assez avancée de l'évolution des fibres cardiaques (en général, sinon toujours après la naissance), qui se multiplient ensuite de plus en plus, mais qui n'ont rien à voir avec des limites cellulaires." Die „bandes transversales" sollen dazu bestimmt sein, von Strecke zu Strecke die Fibrillen seitlich fest zusammenzuhalten, sonst würden sie bei

der Kontraktion zu einzelnen ganz kleinen in allen Richtungen sich überkreuzenden Bündeln zerfallen. Andererseits könne man sie mit kleinen Zwischensehnen vergleichen, wodurch die Muskelfasern in zahlreiche ganz kurze Segmente geteilt wären, — „disposition qui doit être favorable à leur mode de contraction rapide". „Peut-être même y aurait-il un certain rapport entre la longueur moyenne des segments des fibres cardiaques et la durée correspondante de la systole chez les différénts animaux." Gegen die Ansicht M. Heidenheins, dass die Schaltstücke Wachstumszonen seien, spreche der Umstand, dass bei Schafembryonen die Fibrillen absolut kontinuierlich seien und Schaltstücke fehlen, obgleich die Herzen stark wachsen.

Er bemerkt ferner zu der M. Heidenhainschen Arbeit, dass er an Eisenhämatoxylinpräparaten des Schafherzens nicht hat nachweisen können, dass die Schaltstücke jederseits durch eine Krausesche Grundmembran begrenzt seien.

Ph. Stöhr vermeidet in der letzten Auflage seines Lehrbuchs 1903 (47) geflissentlich den Ausdruck „Zelle", spricht nur von Herzmuskelfasern. Diese „sollen aber nach neuen Untersuchungen Kunstprodukte, Bruchstücke eines protoplasmatischen, mit Kernen versehenen Netzes sein, eines Syncitiums, das schon in frühen entwicklungsgeschichtlichen Epochen „vorhanden ist". Die Bedeutung der „Kittlinien" sei noch nicht genügend aufgeklärt.

„Eine dem Sarcoplasma der quergestreiften Muskelfaser gleichwertige Membran fehlt (es soll natürlich heissen „Sarcolemma").

G. Moriya 1904 (33) untersuchte Embryonen von Menschen und Säugetieren. In seinen Angaben finden sich, was das Vorhandensein von Zellen anbelangt, Widersprüche. So spricht er pag. 526, daß die Muskelfibrillen als feine Fäden „allein oder in lockeren Zügen von Zellen zu Zellen hindurchlaufen". Und pag. 527: „die Zusammensetzung der embryonalen Herzmuskulatur aus isolierbaren Zellen habe ich bei Embryonen von Menschen und Säugetieren nicht beobachten können". Auch bezeichnet er direkt die Muskelzellen, die ältere Forscher mit Hilfe der Isolationsmethode herausbekamen, als Kunstprodukte. Kittlinien werden bei Embryonen gänzlich vermisst.

Was die Kittlinien bei erwachsenen Menschen und Tieren anbelangt, so hat er sie „am schönsten beim Menschen und Schafe, viel mangelhafter bei Katze und Kaninchen darstellen können;

bei Meerschweinchen, Ratten, Mäusen, Huhn, Tauben, Eidechsen, Tritonen, Salamandern, Fröschen, Karpfen und Zandern wurden sie vermisst". Er bemerkt noch, dass man beim Menschen und Schafe die Kittlinien nicht immer antreffe.[1])

Nicht selten soll sich das Sarcoplasma am menschlichen Herzen „durch die Kittlinie ins nächstfolgende Bündel" fortsetzen. „Diese Beobachtung spricht gegen die Annahme, dass die Kittlinien ein Gebilde an der Zellgrenze vorstellen sollen." Jedoch sollen sie auch nicht durch lokale Schrumpfkontraktionen beim Absterben der Fasern entstehen (gegen G. Wagener und v. Ebner).

Einige Lehrbücher, welche im wesentlichen nur Referate enthalten, haben wir geglaubt, nicht anführen zu sollen.

Nicht zugänglich waren uns die Arbeiten von Frédéricq, Krause, Renaut, Pohl-Pincus (36), Searle (42), Palicki (35), S. Joseph (21), Paladino (34), A. Durand (8), G. Chiarugi (6), A. V. Meigs (31), B. Goldenberg (16), C. Eckhardt (12), J. Arnold (2), Th. Cohn (7), P. Langerhans (27), Skwarzow (43).

Eigene Untersuchungen.

Methoden.

Unsere Untersuchungen erstreckten sich nur auf menschliches Material, und zwar untersuchten wir Atrien und Ventrikel von verschiedenen 6 bis 70 Jahre alten Individuen. Material, welches Verdacht auf pathologische Veränderungen erweckte, sowie nicht ganz frisches, wurde ausgeschlossen. Wir müssen jedoch bemerken, dass leicht ödematöses Material, bei dem die Muskelfasern sonst keine pathologischen Veränderungen zeigen, sehr geeignet ist zur Demonstration der netzförmigen Anordnung der Herzmuskelfasern, zumal die letzteren hier etwas auseinander gedrängt sind, und so kompakte Anordnung und seitliche Verschmelzung der Muskelfasern nicht vorgetäuscht wird. In unseren Abbildungen wurde, was wir hervorheben möchten, nur ganz normales Material benutzt.

Von den verschiedenen Fixationsmitteln haben sich nach den Erfahrungen von Herrn Prof. Zimmermann für unsere Zwecke

[1]) Es erinnert dies an die Befunde Aebys beim erwachsenen Menschen (s. o.).

als weitaus die besten erwiesen: gewöhnlicher 94% Alkohol, dann 5—10% wässerige Salpetersäure und vor allem:

abs. Alkohol 90,0,
reinste 25prozentige Salpetersäure 10,0.

Zu besonderen, weiter unten angegebenen Zwecken wurden Papillarmuskeln und Trabekelstücke in entsprechend weite, kurze, an beiden Enden oder nur an einem offene Glasröhrchen geschoben, und dann die so vorbereiteten Stücke in gewöhnlichen 94% Alkohol geworfen. Es sollte eben der Alkohol nur von den glatten Querschnittflächen aus in die Muskelstücke eindringen.

Was die Anwendung des Salpetersäure-Alkohols betrifft, so blieben die höchstens 8 mm dicken Stücke 24 Stunden in der Flüssigkeit und wurden dann in 94% Alkohol übertragen, in dem ein in Liq. ammonii caustici eingetauchter Glasstab abgespült war. Der schwach alkalische Alkohol wurde zweimal täglich gewechselt. Nach wenigen Tagen wurde in gleicher Weise ammoniakfreier Alkohol angewandt, bis blaues Lackmuspapier kaum noch saure Reaktion zeigte.

Wir müssen hier bemerken, dass die Präparate, um unseren Zwecken zu genügen, nicht wirklich alkalisch werden dürfen. Spuren von Säure verhindern nämlich eine Überfärbung der Präparate im allgemeinen und erlauben ein längeres Liegenbleiben im Farbstoff, wodurch gewisse Strukturverhältnisse, die wir mit anderen Methoden nicht deutlich machen konnten, sehr scharf hervortreten.

Nunmehr wurden die Stücke, behufs Durchfärbung, in allmählich mit Wasser verdünnten Alkohol, dann etwa auf eine Stunde in destilliertes Wasser und schliesslich auf 8 Tage in Hämalaun gebracht. Wir stellten unsere Hämaulaunlösung mit Grübler-schen Tabletten her, nahmen aber deren mehr als gewöhnlich auf das betreffende Wasserquantum (10 Tabletten à 1,0 gr auf 100 ccm. destilliertes Wasser).

Nach der Färbung wurden die Stücke in destilliertem Wasser ausgewaschen, dann unter Anwendung allmählich verstärkten Alkohols, schliesslich in absoluten Alkohol, Chloroform, Chloroform-Paraffin gebracht und endlich in reinem Paraffin eingebettet.

Mit dem Mikrotom wurden Schnitte bis zu 15 μ hergestellt und mit Wasser aufgeklebt, um alle Teile der Präparate in einer Ebene zu erhalten.

Allgemeine Betrachtungen.

Da wir uns vorgenommen hatten, zu entscheiden, ob die Herzmuskulatur aus allseitig scharf begrenzten Zellen zusammengesetzt ist oder nicht, ferner in bejahendem Fall, in welcher Weise die Zellen miteinander verbunden sind, so fragten wir uns, wie wir am besten vorgehen müssten, um, falls wirklich scharf begrenzte Zellterritorien vorhanden wären, dieselben klar und deutlich erkennen zu können.

Will man von einem Organ, welches erfahrungsgemäss aus Zellen zusammengesetzt ist, Präparate anfertigen, welche geeignet sind, die einzelnen Zellen deutlich erkennen zu lassen, so ist es notwendig:

1. die zur Darstellung der Zellgrenzen geeignetste Methode auszuprobieren,
2. die passendste Schnittrichtung und
3. die richtige Schnittdicke zu wählen.

Besteht ein Organ aus polyedrischen unkomplizierten Zellen, die sich gleichmässig in allen Richtungen aneinander lagern, also eine kompakte Zellmasse bilden, so ist es klar, dass wenn man überhaupt eine geeignete Methode angewandt hat, die Schnittrichtung gleichgültig ist.

Etwas anderes ist es mit der Schnittdicke. Dieselbe richtet sich durchaus nach dem Zelldurchmesser. Schneidet man zu dünn, so kann man, falls der Kerndurchmesser erheblich kleiner ist, als der kleinste Zelldurchmesser, zahlreiche Zellterritorien erhalten, in welchen der Kern nicht getroffen ist. Diese Präparate sind nicht geeignet, als Beweismaterial für die Zusammensetzung des Organs aus echten Zellen zu dienen, selbst wenn vereinzelte Felder einen Kern enthalten. Man muss demnach so dick schneiden, dass weitaus die grösste Mehrzahl der abgegrenzten Felder einen Kern enthält. Dies wird man erreichen, wenn der Schnitt, wenn auch nur wenig dicker ist als die allgemeine Entfernung der Kerne zweier Nachbarzellen voneinander.

Sind die das betreffende Organ zusammensetzenden Zellen langgestreckt und ausserdem noch abgeplattet, so ist es klar, dass man, um Totalansichten der Zellen zu erhalten, zunächst parallel zu der Ebene schneiden muss, in welcher sich die platten Zellen hauptsächlich ausdehnen, besonders wenn die Abplattung

bei allen oder doch der Mehrzahl der Zellen in der gleichen Richtung besteht. Ausserdem muss man, um auf grössere Strecken hin zusammenhängende. je einen Kern oder ein Kernstück ent-

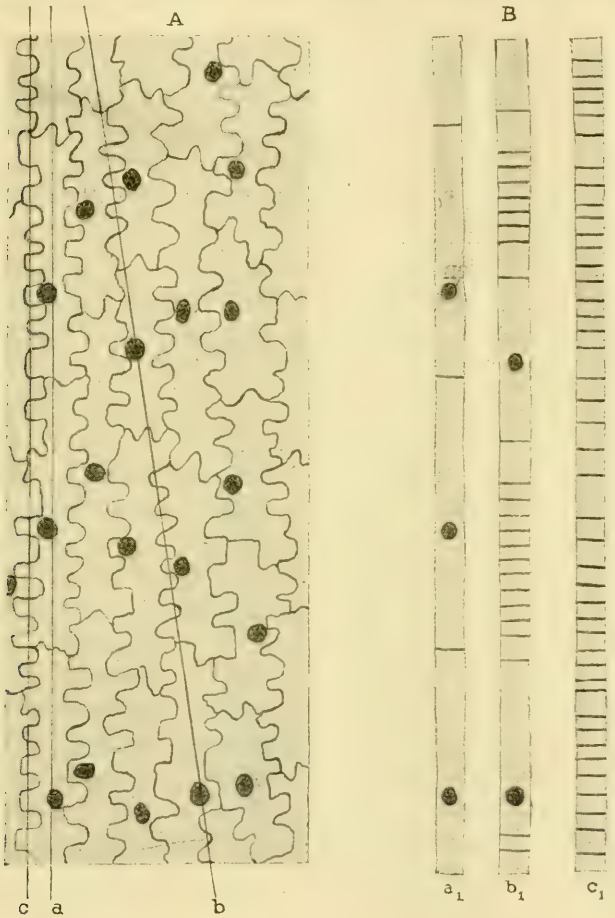


Fig. 1.

Epidermis eines Tulpenblattes von der Fläche. Die Zellen greifen mit seitlichen Zacken ineinander. Über die Bedeutung der Linien a, b, c, sowie der diesen Linien entsprechenden schematischen Schnitte a_1, b_1, c_1 unter B siehe Text.

haltende Zellen im Schnitt zu erhalten, so dick schneiden, dass die Schnittdicke mindestens etwas stärker ist als die Entfernung der Kerne benachbarter Zellen senkrecht zur Schnittebene. Etwaige

Abplattung wird man leicht erkennen, wenn man zuerst Querschnitte, d. h. Schnitte senkrecht zu dem längsten Durchmesser der Zellen, untersucht und zwar von demselben Stück. Überhaupt wird man an Querschnitten sofort erkennen, ob die Zellen allseits zusammengestossen resp. miteinander verklebt oder verwachsen sind, ob dieselben eine kompakte Masse bilden oder ob sie nur in gewissen Ebenen fest zusammenhängen, d. h. mehr oder weniger ausgedehnte und miteinander parallele Lamellen von einer Zelldicke bilden, oder ob sie überall an ihren Seitenflächen frei sind d. h. zu Zellketten oder einem Netzwerk mit langgestreckten Maschen verbunden sind.

Sind die Zellen in den Lamellen dicht zusammengedrängt und miteinander verklebt, so können sie mit glatten geraden Flächen aneinander stossen oder sie können mit mehr oder weniger scharf ausgeprägten Zähnen ineinander greifen. Solche ineinander greifenden Zellen können wir leicht z. B. von der Epidermis eines Tulpenblattes erhalten (siehe Fig. 1 A).

Würde man von einem Tulpenblatt senkrecht zur Oberfläche und parallel zur Längsachse der Epidermiszellen Schnitte anfertigen, so würde man bei Längsschnitten der Zellen im Sinne der Linie a Bilder erhalten wie in Fig. 1 B unter a1, d. h. man würde deutlich erkennen, dass langgestreckte, je einen Kern besitzende Zellen aneinander stossen.

Bei Schnitten im Sinne der Linie c der Fig. 1 A würde man Bilder erhalten, wie in B bei c1, d. h. man erhielte in einer Reihe liegende kurze, durch deutlich hervortretende Cellulosemembranen getrennte, kernlose Protoplasmastückchen. Oder man würde, falls nicht genau längsgeschnitten wäre, sondern schräg, im Sinne der Linie b, kleine kernlose und grössere kernhaltige Stücke in einem und demselben Schnitt abwechselnd finden, wie in B bei b_1.

Man könnte hier, bei Anwendung der angeführten Schnittrichtung (b) allein und oberflächlicher Beurteilung der Befunde, sich zu der falschen Anschauung verführen lassen, dass die durch die Cellulosemembran gebildeten Querlinien nicht Zellgrenzen entsprechen, unter der Begründung, dass die zahlreich vorhandenen sehr kurzen, kernlosen Protoplasmastücke keine Zellen sein könnten, folglich wären auch die grösseren Stücke, trotzdem sie einen Kern enthielten, keine Zellen, da sie durch dieselben Bildungen

begrenzt seien. Es sind die kleinen Stücke tatsächlich keine vollständigen Zellen, wohl aber Teile von solchen.

Der Vollständigkeit halber, möchten wir noch die Möglichkeit anführen, dass die Zellen benachbarter Lamellen von sowohl lockerer wie auch kompakter Anordnung durch den Interlamellarraum hindurch miteinander vermittelst Fortsätzen zusammenhängen können. Man würde in solchen Fällen, bei senkrecht zu den Lamellen geführten Längsschnitten, Bilder erhalten wie in Fig. 2, mit den bei a, b und c angegebenen Besonderheiten.

Die lockerste Verbindung von Zellen wäre die in einfachen Zell-Ketten oder -Reihen von der Dicke einer Zelle. Komplikationen können dadurch entstehen, dass benachbarte Zellketten durch Zellausläufer miteinander in Verbindung treten, wobei ähnliche Verhältnisse entstehen können, wie wir sie soeben für die Anastomosen zwischen Lamellen angegeben

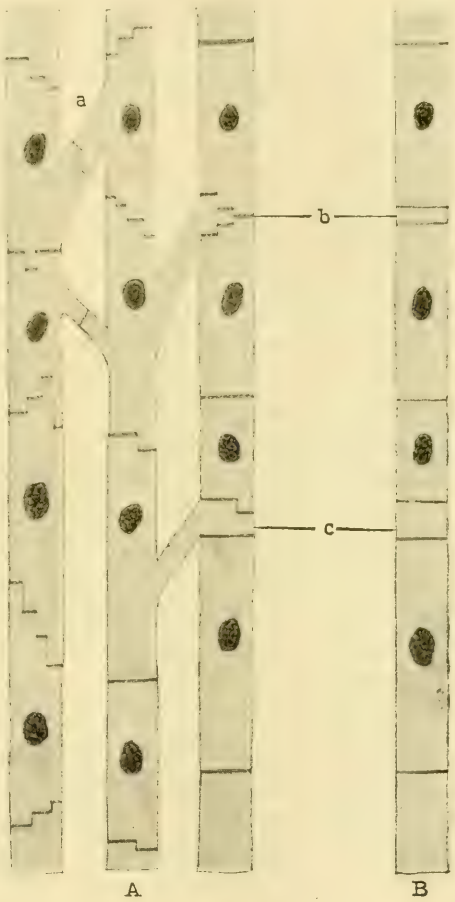


Fig. 2.

A = Schema des Aufbaues und der Verbindungen dreier Muskellamellen (Kantenansicht) resp. dreier Muskelbälkchen dünnster Art. a = einfache Verbindung durch Fortsätze, b und c = Einschieben von Fortsätzen zwischen Zellen einer Nachbarlamelle resp. eines Nachbarbälkchens. B = Ansicht des rechten Bälkchens unter der Annahme einer Drehung von 90°.

haben und wie sie in Fig. 2 A dargestellt sind. Man braucht sich nur die aneinander gereihten Zellen nicht als Schnitte von Lamellen, sondern als wirkliche Zellketten zu denken. Würde man so geschnitten haben, dass im Schnitt das rechte Bälkchen der Fig. 2 A um einen rechten Winkel gedreht erschiene, so würde es das Aussehen von Fig. 2 B haben und man würde bei b und c je ein kleines kernloses Segment finden, das einem leicht zu irrigen Deutungen verleiten könnte, das aber in Fig. 2 A die einfachste und natürlichste Erklärung findet.

Bei der Durchsicht obiger allgemeiner Darstellung beschleicht uns das Gefühl, als ob alles eigentlich überflüssig wäre und sich jeder, der überhaupt histologische Untersuchungen beginnt, sich diese Überlegungen selbst machen müsste, um zu einem befriedigenden Resultat zu kommen. Wenden wir jedoch das Gesagte auf unseren speziellen Fall, d. h. auf die Struktur der Herzmuskulatur an und vergleichen wir unsere Schlüsse mit denjenigen gewisser Untersucher der neuesten Zeit, so würde sich vielleicht doch herausstellen, dass falls die letzteren diese Überlegungen angestellt hätten, sie sich wahrscheinlich vor Irrtümern bewahrt haben würden. Um gerecht zu sein, müssen wir gestehen, dass uns vielleicht diese Überlegungen auch nicht viel genützt hätten, wenn wir nicht in der Wahl der geeigneten Methode Glück gehabt hätten, — einer Methode, welche nicht einmal neu ist, nur unseres Wissens aufs Herz noch nicht angewandt worden ist.

Querschnittbilder.

Den oben ausgeführten allgemeinen Bemerkungen gemäss, begannen wir unsere Spezialuntersuchungen mit der Betrachtung von Querschnitten und zwar von Trabekeln, Papillarmuskeln und Teilen der kompakten Herzwand. Der erste Blick zeigte uns, dass grosse, nach allen Richtungen kompakte, d. h. spaltfreie Muskelmassen beim Menschen nicht existieren, wenigstens nicht bei dem von uns untersuchten Material. An den meisten Stellen fanden sich rundliche und mehr oder weniger abgeplattete Balkenquerschnitte mit teils individuell, teils dem Alter nach verschieden starker Sarcoplasmaanhäufung in der Mitte, und einem Kern in derselben, der jedoch hier und da mehr oder weniger breit an die Oberfläche des Balkenquerschnitts heranreichte. Die Dicke dieser Bälkchen schwankte ausserordentlich, wie Fig. 17 a und g zeigen.

Vielfach waren die Bälkchen in einem mehr oder weniger grossen Gebiet in der gleichen Richtung abgeplattet. Ausserdem fanden sich platte, langgestreckte, ununterbrochene Muskelmassen im allgemeinen von der Dicke eines Bälkchens, jedoch mit breiteren und schmäleren Stellen. Kerne fanden sich in einem und demselben Schnitt oft mehrere in einiger Entfernung voneinander. Dabei verlief die Verbindungslinie zweier Nachbarkerne immer mehr oder weniger parallel zum grössten Durchmesser der Muskelmasse, nie senkrecht dazu.

Wir müssen ausdrücklich betonen, dass es sich hier nicht etwa um Längs- oder Schrägschnitte von gewöhnlichen Muskelbälkchen handelte, da die lamellenartigen Fibrillenbündel deutlich quer getroffen waren, was man beim Arbeiten mit der Schraube wohl erkennen konnte.

Es handelt sich hier zweifellos um blatt- oder lamellenartige Muskelmassen, welche, falls mehrere nebeneinander liegen, parallel miteinander verlaufen. Solche Lamellen fanden sich gewöhnlich unmittelbar unter der freien Herzoberfläche, d. h. also bei den zur Fixation und Untersuchung sehr bequemen Trabekeln und kleineren Papillarmuskeln, dicht unter dem Endocard.

Untersuchten wir nun sorgfältig unter Anwendung einer Seibertschen apochromatischen Ölimmersion 2 mm an Salpetersäure-Alkoholmaterial die Querschnitte von Lamellen und breiten Bälkchen und zwar besonders in der Peripherie der Schnitte, wo der Farbstoff etwas kräftiger eingewirkt hatte, so konnten wir je nach der Ausdehnung der Muskelmasse eine oder mehrere feine, mehr oder weniger senkrecht zu dem grössten Durchmesser gerade oder gebogen verlaufende dunkle Linien erkennen. Waren in der betreffenden Muskellamelle zu gleicher Zeit mehrere Kerne sichtbar, so verlief zwischen zwei benachbarten Kernen immer mindestens eine Linie. Ausser diesen Linien sahen wir oft grössere oder kleinere scharf begrenzte Teile der Lamellen und Bälkchen deutlich dunkler blau gefärbt als das übrige. Dass es sich bei diesem letzteren Befund teils um kontrahierte Muskelmassen, teils besonders bei den dunkleren um Flächenansichten von „Schaltstücken“ handelt, unterliegt wohl keinem Zweifel. Es ist nicht so leicht zu entscheiden, welche von den beiden Möglichkeiten immer in dem betreffenden Fall vorliegt; am leichtesten noch an Schnitten von der Dicke eines „Schalt-

stücks", indem dann der ganzen Dicke nach im Schnitte liegende Schaltstücke, bei der von uns angegebenen Methode, erheblich dunkler erscheinen, als noch so stark kontrahierte Muskelstücke.

Die richtige Deutung der oben erwähnten dunklen Linien wird sich bei der Besprechung der Längsschnittbilder von selbst ergeben.

Längsschnittbilder.

Wir haben oben erwähnt, dass unmittelbar unter dem Endocard und parallel mit ihm häufig lamellenartige Muskelmassen liegen. Wir sagten uns nun, dass diese Lamellen besonders zu der Entscheidung der Frage geeignet sein müssten, ob die Herzmuskulatur sich auch beim Erwachsenen aus Zellen zusammen setzt oder nicht, und zwar müsste sich diese Frage an Flachschnitten solcher Lamellen, von deren Vorhandensein an der betreffenden Stelle man sich an Querschnitten überzeugt hätte, am besten entscheiden lassen. Man müsste dann, falls Zellen im Sinne von Weismann, Eberth und anderen wirklich vorhanden wären, Bilder erhalten, wie Eberth sie in Fig. 22 auf der seiner Arbeit (9) beigegebenen Tafel gezeichnet hat (siehe die in Fig. 3 gegebene Reproduktion seiner Figuren 4, 7, 9, 22).

Fig. 3.
Reproduktion der Figuren 4, 7, 9 und 22 der Eberthschen Arbeit (9).

Dementsprechend haben wir von einem Papillarmuskel Tangentialschnitte gemacht und zwar an einer etwas abgeplatteten,

für unsere Zwecke besonders geeigneten Seite. Die ersten Schnitte, welche nur Endocard enthielten, haben wir bei Seite gelassen. Von dem ersten Schnitt, der Herzmuskulatur enthielt, haben wir in der beigefügten Fig. 4 ein Stück abgebildet. Man sehe sich zunächst diese getreue mit dem Abbéschen Zeichenapparat nach dem Präparat ausgeführte Zeichnung an. Wir glauben, dass für einen unbefangenen Beobachter diese Abbildung die Frage vollständig entscheidet. Man erkennt zunächst in der Umgebung der Muskulatur dem Endocard zugehöriges Bindegewebe, bei dem jedoch die Zellen resp. Kerne bis auf drei weggelassen worden, welche letzteren in Spalten innerhalb der Muskulatur gelegen sind. Man wird sie leicht auffinden, da sie kleiner sind, als die vier Muskelkerne. Wir führen dieses zur Orientierung an, weil wir in der Zeichnung selbst keine hinweisenden Linien anbringen möchten, da dieselben leicht störend wirken können.

Was sehen wir nun bei der Muskulatur selbst? Zunächst eine durch scharfe Linien abgegrenzte Felderung, welche durch das ganze ziemlich ausgedehnte Präparat sich erstreckt. Die Grenzlinien der Felder verlaufen im allgemeinen entweder parallel oder senkrecht zur Querstreifung, von der nur die Krauseschen Z-Linien zu sehen sind. Die querverlaufenden Teile der Grenzlinien wird man unschwer als „Schaltstücke“ erkennen mit ihren beiden von M. Heidenhain beschriebenen Konturlinien und der Browiczschen Strichelung.

Die Längslinien sind im allgemeinen haarscharf und erscheinen wie die Strichelung der Schaltstücke schwarzblau gefärbt. Beim Arbeiten mit der Schraube bleiben die Linien immer scharf, bewegen sich jedoch teilweise hin und her. Wir müssen daraus schliessen, dass diese Linien nur Schnittbilder von Ebenen sind, also mit Membranen verglichen werden können, ebenso wie die Schaltstücke Schnittbilder von scheibenartigen Gebilden darstellen.

An vier mit a bezeichneten Stellen sind die Grenzmembranen immer nach rechts hin zu breiten Streifen verwaschen. Wir sehen hier die „Grenzmembranen“, wie wir diese, die erwähnten Muskelterritorien voneinander trennenden Bildungen der Kürze halber vorläufig nennen wollen, mehr oder weniger von der Fläche, besonders ganz unten in der Zeichnung. In dem Präparat selbst erscheinen solche schräg zur Präparatebene stehenden Grenzmembranen beim Arbeiten mit der Schraube als hin und her huschende

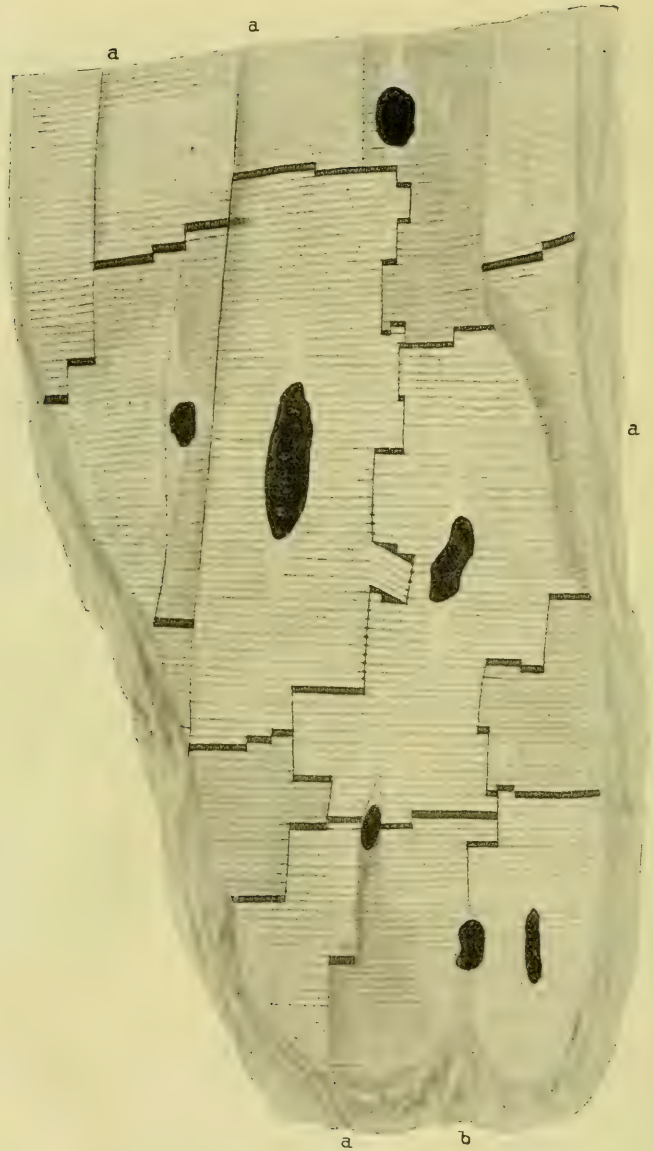


Fig. 4.

Tangentialschnitt eines Papillarmuskels vom rechten Ventrikel eines 27jähr. Mannes. Akohol-Salpetersäure-Fixation. Seibert. apochromat. Ölimmers. 2 mm, Kompens.-Okul. 8. Abbescher Zeichenapp.. Bild auf Tischplatte entworfen. Vergr. ursprünglich 1500, bei der Reproduktion etwas verkleinert. Durch Schaltstücke und Genzmembranen scharf abgegrenzte, zum Teil mit Zacken ineinander greifende einkernige Muskelterritorien. An einer Stelle in den Grenzmembranen Verstärkungsleisten im Querschnitt, als feine Pünktchen erkennbar.

Schatten, welche um so schmäler und dunkler erscheinen, resp. um so weniger hin und her huschen, je mehr der Winkel, den sie mit der Präparatebene bilden, sich einem rechten nähert.

Ungefähr in der Mitte des Präparates sehen wir an einer Grenzmembran, an welcher die beiderseitigen Krauseschen Z- oder Grundmembranen genau sich treffen, kleine schwarze Knötchen, welche beim Arbeiten mit der Schraube sich unschwer als fadenartige Verdickungen der Grenzmembran erkennen lassen. Wir wollen diese Gebilde, um uns kurz ausdrücken zu können, „Verstärkungsleisten" nennen. Da, wo Krausesche Z-Linien nicht zusammentreffen, fehlen solche Einrichtungen gänzlich. An anderen Präparaten (siehe Fig. 5 und 6) konnten wir die Schnittlinien der Grenzmembran in solchen Fällen in Zickzacklinien verlaufen sehen, oder richtiger gesagt, die Membran schien in ziemlich regelmässiger Weise mehr oder weniger scharfkantig gefaltet, wobei die Krausesche Z-Membran immer an der konvexen Seite der Faltenkante befestigt war.

Häufig beobachteten wir Flächenansichten von Grenzmembranen mit den Krauseschen Z-Membranen entsprechenden dunkleren und augenscheinlich etwas breiteren Streifen (siehe Fig. 6 bei a). Es unterliegt keinem Zweifel, dass es sich hier um die eben erwähnten Verstärkungsleisten handelt, und wir können daraus schliessen, dass die Krauseschen Z-Membranen benachbarter Muskelterritorien hier in der betreffenden Grenzmembran genau zusammentreffen. Dagegen zeigen Grenzmembranen ohne Verstärkungsleisten, dass an der betreffenden Stelle die Querstreifung der zusammenstossenden Muskelterritorien nicht zusammenpasst (siehe Fig. 4 bei der Stelle a).

Wir möchten hier nur noch erwähnen, dass wir hier und da an den Flächenansichten kleine vakuolenartige Lücken resp. helle Stellen beobachtet haben, welche jedoch immer zwischen den Verstärkungsleisten lagen und somit deren Kontinuität nicht wesentlich störten. Ob es sich hier um Kunstprodukte oder präformierte Bildungen handelt, vermögen wir nicht anzugeben. Vielleicht handelt es sich um stellenweise Trennung der Grenzmembran in zwei, je einem der Nachbarterritorien zugehörige Lamellen.

Die eben beschriebenen Grenzmembranen können sich in Kantenansicht, abgesehen von den oben besprochenen feinen,

durch den Zug der Krauseschen Z-Membranen bedingten Zickzackfalten, in gerader Linie, d. h. parallel mit den Fibrillen verlaufend auf grosse Strecken hin verfolgen lassen, wie z. B. links von dem mit dem grössten Kern versehenen Feld in Fig. 4,

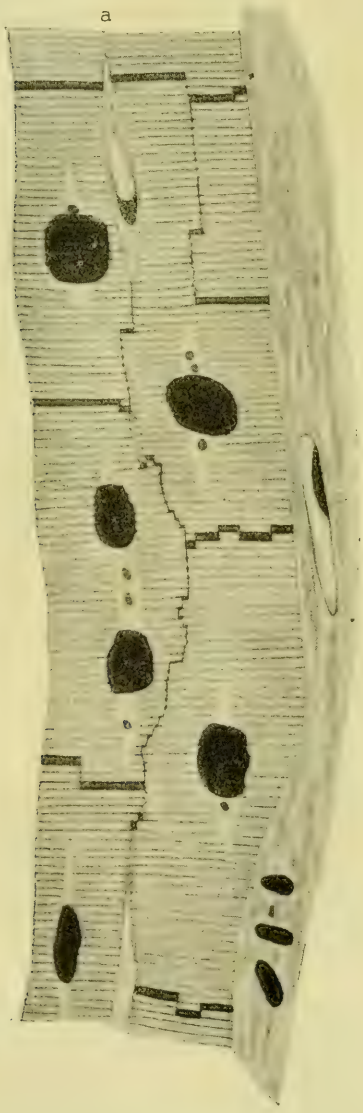


Fig. 5.

Fig. 6.

während sie wiederum in anderen Fällen nicht länger sind, als die Entfernung zwischen zwei Krauseschen Z-Membranen (siehe Fig. 7 bei a).

In zahlreichen, wenn nicht in den meisten Fällen sehen wir eine Grenzmembran durch zahlreiche mehr oder weniger ausgedehnte Schaltstücke an vielen Stellen unterbrochen, so dass die gesamte von Grenzmembranen und Schaltstücken gebildete Konturlinie oft einen recht komplizierten Verlauf nimmt (siehe Fig. 4 rechts von dem grossen Kern, Fig. 5, 6 und 7). Wir fanden sogar Stellen, an denen eine Grenzmembran auf eine grössere Strecke hin schräg zu den Fibrillen verlief; bei genauer Betrachtung jedoch konnte man erkennen, dass da, wo zwei Fibrillen der betreffenden Muskelterritorien an der Grenzmembran

Erklärung der Figuren 5 und 6.

Fig. 5. Muskelbälkchen aus der rechten Ventrikelwand eines 27jährigen Mannes. Alkoh.-Salpetersäure-Fixation. Seibert, apochromat. Ölimmers. 2 mm, Kompens.-Okul. 8, Abbescher Zeichenapp., Bild auf Tischplatte entworfen. Vergr. ursprüngl. 1500, bei der Reproduktion etwas verkleinert. In dem Bälkchen liegen nebeneinander zwei Muskelterritorien. Jedes Territorium besitzt einen resp. zwei Kerne bis auf ein kleines Stück oben rechts, das einem grösseren kernhaltigen, grösstenteils in anderen Schnitten liegenden Muskelterritorium angehört. Sämtliche Territorien sind, wo sie unmittelbar aneinander stossen, durch deutlich hervortretende Schaltstücke und Grenzmembranen voneinander getrennt. In die letzteren sind, soweit sie schräg verlaufen, minimale Schaltstücke eingeschoben. Die parallel mit den Muskelfibrillen verlaufenden Grenzmembranen zeigen Verstärkungsleisten da, wo die beiderseitigen Grundmembranen an ihnen zusammenstossen, verlaufen jedoch in Zickzack da, wo dies nicht der Fall ist.

Fig. 6. Schmäleres Muskelbälkchen aus der Wand des rechten Ventrikels eines 27jährigen Mannes. Alkoh.-Salpetersäure-Fixation. Seibert, apochromat. Ölimmers. 2 mm, Kompens.-Okul. 8, Abbescher Zeichenapp., Bild auf Tischplatte entworfen. Vergr. 1500, bei der Reproduktion etwas verkleinert. Die scharf voneinander durch Schaltstücke und Grenzmembranen getrennten Muskelterritorien sind zum Teil in der Mitte breiter als an beiden Enden. Die auf beiden Seiten gelegenen Territorien sind so aneinander verschoben, dass die breiteste Stelle des Muskelterritoriums auf der einen Seite den aneinanderstossenden Enden zweier Territorien auf der anderen Seite entspricht. Die Pünktchen in den Grenzmembranen sind Querschnitte von Verstärkungsleisten. Bei a sieht man eine Grenzmembran und Verstärkungsleisten von der Fläche. Bei b eine langgezogene Schaltstücktreppe, deren Stufen durch mit Verstärkungsleisten versehene Grenzmembranen verbunden sind.

zusammenstiessen, eine undeutliche Verdickung, ähnlich den Verstärkungsleisten vorhanden war, welche man somit, da sie in einen Fibrillenzug eingeschaltet war, als minimal entwickeltes Schaltstück ansprechen musste. Solche unbedeutenden Schaltstücke sehen wir z. B. in Fig. 5 etwa in der Mitte.

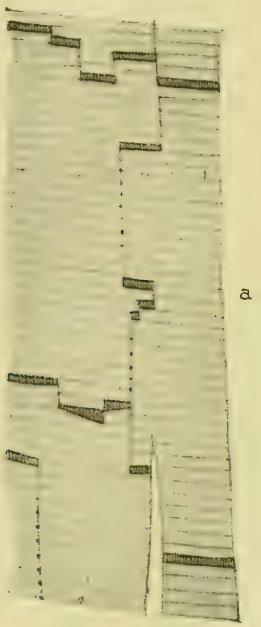


Fig. 7.

Tangentialschnitt eines Papillarmuskels aus dem rechten Ventrikel eines 27jährig. Mannes. Alkohol-Salpetersäure-Fixation. Seibert, apochromat. Ölimmersion 2 mm. Kompens.-Okul. 8. Aus Schaltstücken und Grenzmembranen zusammengesetzte Abgrenzung von Muskelterritorien. Die Pünktchen in den Grenzmembranen sind Querschnitte von Verstärkungsleisten. Bei a greift ein Fortsatz von der Breite nur eines Fibrillensegmentes in eine Nachbarzelle ein. Unterhalb a zwei keilförmige Schaltstücke. Die Kerne der Territorien sind im Schnitt nicht getroffen.

Wir sehen also überall Schaltstücke und Grenzmembranen zusammenhängen und zwar immer an ihren Enden. Wenn natürlich ein Schaltstück an die Oberfläche eines Bälkchens gelangt, kann ein Zusammenhang hier mit einer Grenzmembran nicht erwartet werden. Ebenso wird man die Endkante einer Grenzmembran da nicht in Verbindung mit einem Schaltstück finden, wo zwei Muskelterritorien, die im übrigen unter Bildung einer Grenzmembran innig miteinander verbunden sind, plötzlich durch Bindegewebe oder Kapillaren voneinander getrennt werden. Hier muss eine Grenzmembran plötzlich aufhören (s. Fig. 4 oberhalb b und Fig. 5 unterhalb a), resp. in etwa vorhandenes Sarcolemma übergehen.

Zuweilen sieht man eine zwei Schaltstückstufen miteinander verbindende Grenzmembran über eine Stufe hinaus parallel mit den Muskelfibrillen in ein Muskelterritorium eindringen und meist nach kurzem Verlaufe plötzlich endigen (siehe Fig. 8 am unteren Rand des links oben gelegenen hellen Muskelterritoriums).

Zu beiden Seiten dieses im Innern gelegenen Grenzmembranabschnittes stehen die Grundmembranen verschieden hoch. Ähnliche Einrichtungen, d. h. also längsstehende, lamellenartige Bildungen, kann man gelegentlich auch ganz im Innern von Herzmuskelzellen und willkürlichen Muskelfasern beobachten, aber nur da, wo die Querstreifung plötzlich verschoben ist, d. h. die Fibrillensegmente zu beiden Seiten der Membran ungleich lang sind. Stets hängen die unterbrochenen Grundmembranen mit diesen längsverlaufenden Membranen zusammen. Die letzteren verschwinden, sowie die Querstreifung wieder glatt durch die ganze Faser geht.

Wenn man die Fig. 4, 5, 6 und 7 nebeneinander vergleicht, so sieht man, dass Schaltstücke und Grenzmembranen ein zusammengehöriges System von Scheidewänden bilden, welche gewisse Muskelterritorien, deren Bedeutung noch zu erörtern sein wird, gegeneinander allseits abgrenzen, soweit solche nicht wie in Fig. 5 und 6 eine freie Oberfläche besitzen, d. h. nicht unmittelbar an andere Territorien anstossen.

Da die Schaltstücke Teile der die Muskelterritorien abgrenzenden resp. voneinander trennenden Scheidewände sind, sollten wir sie jetzt genauer beschreiben, nachdem wir die Grenzmembranen im Detail geschildert haben. Da jedoch die ersteren genügend bekannt sind, halten wir es für besser, erst später in einem besonderen Abschnitt über sie zu sprechen.

Wir haben bisher von bestimmt abgegrenzten Muskelterritorien nur an Tangentialschnitten gesprochen. Untersuchen wir jedoch Längsschnitte, die irgend vorher aus der Tiefe der Muskulatur stammen, so können wir auch hier die gleichen Einrichtungen überall finden, wenn nur die Präparate intensiv gefärbt sind.[1])

[1]) Es ist begreiflich, dass beim Durchfärben besonders gewisser Organteile, wie z. B. Muskelstücke, Leber etc., die oberflächlichen Lagen der Stücke intensiver gefärbt sind als die mittleren Teile, so dass besonders in unserem Fall in den der Oberfläche näher liegenden Muskelpartien die Grenzmembranen intensiver gefärbt sind und so deutlicher hervortreten, als in der Tiefe. Man könnte einwenden, dass durch Schnittfärben dieses Übel vermieden werden könnte. Wir haben uns jedoch überzeugt, dass bei Schnittfärbung der Grund sich schon zu dunkel gefärbt hat, bevor die Grenzen der Muskelterritorien deutlich erkennbar wurden. Wir glauben dies darauf zurück-

Nun zeigte sich, wie es zu erwarten war, dass ausgedehnte Grenzmembranen nur da vorkommen, wo mindestens zwei Muskelterritorien nebeneinander liegen, also an den lamellenartigen Muskelmassen und stark abgeplatteten breiten Muskelbälkchen, während an dünnen Muskelbälkchen nur dann Grenzmembranen überhaupt vorkommen, wenn die Schaltstücke nicht glatt durch die Bälkchen hindurchgehen, sondern Treppen bilden. In solchen Fällen werden die „Rand auf Rand" (M. Heidenhain) stehenden Treppenstufen durch zwischen den Fibrillen verlaufende, oft nur kurze Grenzmembranen verbunden (siehe Fig. 8 an zahlreichen Stellen).

Fragen wir uns nun, was die beschriebenen Muskelterritorien bedeuten, so werden wir an den gleichen Tangentialschnitten, von denen wir weiter oben gesprochen haben, die Frage entscheiden können, unter der Voraussetzung jedoch, dass die Schnitte die mittlere Dicke eines Muskelbälkchens haben. Wir fanden an Querschnitten von Papillarmuskeln eine solche von 10 μ (die kleinsten Durchmesser schwankten zwischen 5 μ und 20 μ). Um nun die oberflächliche Muskellamelle möglichst ganz in den Schnitt zu erhalten, hatten wir, solange wir noch Bindegewebe erhielten, so dünn wie irgend möglich geschnitten und so wie wir eine Spur Muskulatur erhielten, fingen wir an 10—15 μ dicke Schnitte anzufertigen. Da selbstverständlich die Oberfläche des betreffenden Papillarmuskels nicht mathematisch genau überall in einer Ebene lag, so erhielten wir nur streckenweise die Muskellamelle ihrer ganzen Dicke nach und mit allen Muskelkernen im Schnitt. An zahlreichen Stellen, besonders aber nach der Peripherie des Schnittes zu, war von der oberflächlichsten Muskellage nur eine dünne Schicht abgetragen, zum Teil dünner als die Entfernung zwischen der Oberfläche der Muskellamelle und den Kernen, so dass hier von letzteren nichts zu sehen war. Fassten wir nun eine Stelle ins Auge, bei der die Muskellamelle der Wahrscheinlichkeit nach in ihrer ganzen Dicke und mit allen Muskelkernen im Schnitt erhalten war, so sahen wir, dass, bis auf einige kleine Muskelterritorien, alle einen Kern enthielten,

führen zu müssen, dass verhältnismässig dünne Schnitte in kurzer Zeit den Rest von Säure verlieren, welche den Grund der Präparate vor Überfärbung schützt und es bei längerer Stückfärbung ermöglicht, dass Schaltstücke und Grenzmembranen den Farbstoff mit der Zeit reichlich aufnehmen.

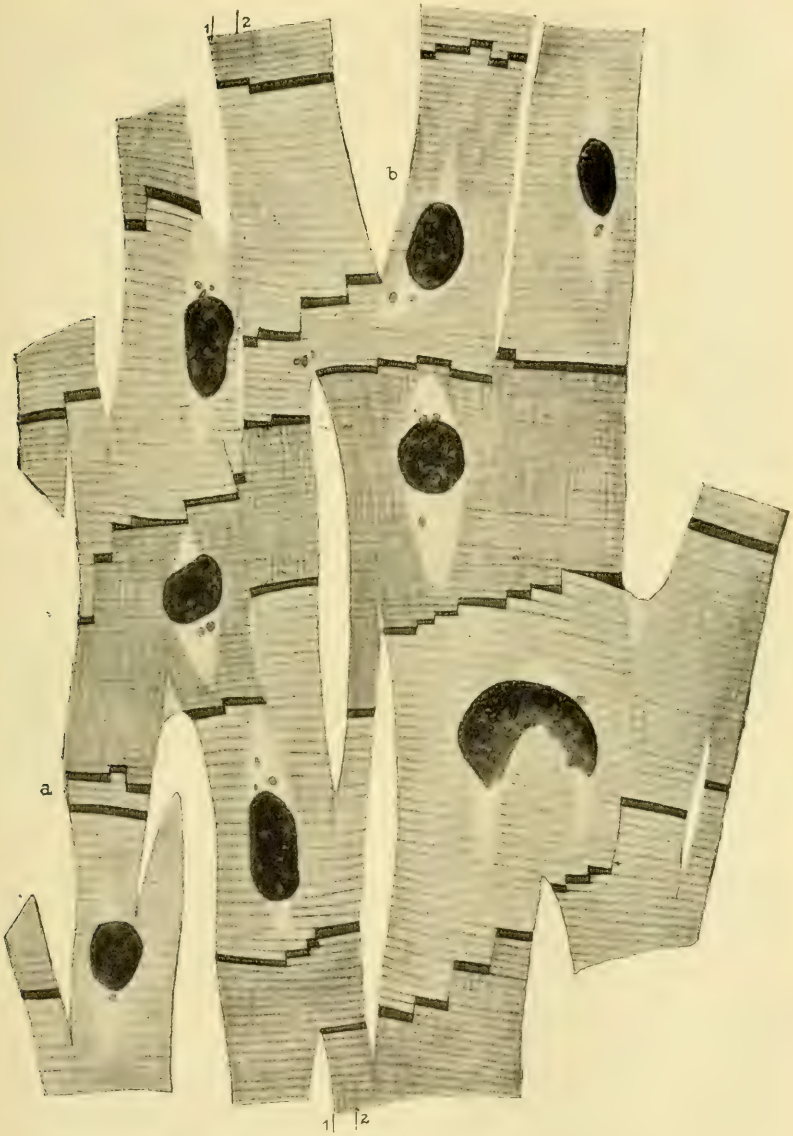


Fig 8.

Längsschnitt aus der Wand des linken Ventrikels eines 27jährigen Mannes. Alkoh.-Salpetersäure-Fixation. Seibert. apochromat.-Ölimmers. 2 mm, Komp.-Okular 8, Abbescher Zeichenapp., Bild auf Tischplatte entworfen. Vergr. ursprüngl. 1500, bei der Reproduktion etwas verkleinert. Scharf begrenzte Muskelterritorien (Zellen) von zum Teil absonderlicher Gestalt zu einem Netzwerk miteinander verbunden. Verschiedene Kontraktionszustände der Zellen. Das kurze Muskelsegment bei a ist der Fortsatz eines grösstenteils in anderen Schnitten liegenden Muskelterritoriums. Ausgedehnte Schaltstücktreppen. Zum Teil keilförmige Stufen. Weitere Details im Text.

und zwar annähernd in der Mitte. Fanden sich, was hie und da auch vorkam, zwei Kerne in einem und demselben Muskelterritorium, so lagen sie in der Regel in der gleichen Sarcoplasmaanhäufung und von dem Mittelpunkte des Territoriums gleich weit entfernt. Die Verbindungslinie der Kernmitten verlief annähernd parallel mit der Fibrillenrichtung.

Da wir nun gewöhnt sind, scharf begrenzte, je einen Kern enthaltende Protoplasmamassen, besonders wenn sie untereinander ähnliche Verhältnisse an Bau und Form zeigen und somit als typische histologische Elemente aufgefasst werden können, — Zellen zu nennen, so sind wir genötigt, die von uns beschriebenen, durch Schaltstücke und Grenzmembrane oder freie Oberflächen scharf begrenzten Muskelterritorien auch Zellen zu nennen!

Wir haben vorher gesagt, dass gegen die Peripherie des Schnittes, wo nur eine dünne Schicht der Muskelmasse im Schnitt lag, Kerne nicht getroffen waren. Vergleichen wir diese Stellen mit den vorher beschriebenen kernhaltigen, so sehen wir, abgesehen von der Abwesenheit der Kerne, die gleichen Verhältnisse wie an den kernhaltigen Stellen. Wir haben also hier ebenfalls, wenn auch nur dünne oberflächliche Scheiben von echten Zellen; dementsprechend zeigte auch der folgende Schnitt an der gleichen Stelle kernhaltige Territorien, d. h. je den grösseren kernhaltigen übrigen Abschnitt der betreffenden Zellen.

Wir haben vorhin erwähnt, dass ausser den grossen kernhaltigen Territorien (Zellen) noch kleinere Territorien vorhanden sind, wie solche Przewóski auf seiner Tafel abgebildet und M. Heidenhain benutzt hat als Beweismittel gegen die Existenz eines ausschliesslich zelligen Baues der Herzmuskulatur. Wie haben wir die zu erklären?

Wir sehen an Fig. 4, dass die beiden mittleren Zellen durch scharfkantige Vorragungen ineinander greifen. Stellen wir uns nun Glasmodelle von zwei Herzmuskelzellen her, die ähnliche Verhältnisse aufweisen und an einer schmalen Seitenfläche mit rechtwinkligen Vorsprüngen und Vertiefungen versehen sind und zwar derart, dass die Vorragungen und Vertiefungen der beiden Zellmodelle genau ineinander passen, etwa wie in beigefügter schematischer Fig. 9. Die Modelle sollen ausserdem so beschaffen sein, dass alle parallel mit einer Breitseite (d. h. also parallel

mit der dem Beschauer zugekehrten Fläche des Gesamtmodells) ausgeführten Schnitte unter sich kongruent wären, d. h. die Vorragungen und Furchen würden durch die ganze Dicke der Modelle das gleiche Verhalten zeigen. Denken wir uns ferner alle mit der schmälsten Seite (Endfläche) der Zellen parallel verlaufenden Flächen der Modelle, also Querflächen, dunkel gefärbt, dann beide Zellmodelle ineinander gefügt und fest miteinander verschmolzen, sodass alle sich berührenden Längsflächen verschwinden, so werden wir, wenn wir parallel mit den schmalen Seitenflächen, also senkrecht zu den Breitseiten, einen Längsschnitt durch das ganze Modell, und zwar an einer Stelle, welche durch die Verbindungslinie der beiden Pfeilspitzen auf der Vorderseite markiert würde, anfertigen, ein Schnittbild erhalten wie in Fig. 10 a, in welcher noch, um möglichste Übereinstimmung mit der Wirklichkeit hervorzurufen, feinere parallele Linien in gleichen Abständen eingezeichnet sind, die den Grundmembranen (Krauseschen Z-Membranen) entsprechen würden, während die dunklen breiteren Linien Schnittbilder der geschwärzten queren Modellflächen sind und den Schaltstücken der Herzmuskulatur entsprechen. In diesem Schema sehen wir nun sehr verschieden lange (auf die Ausdehnung der Segmente in der Fibrillenrichtung bezogene) Segmente, darunter ein Stück, dessen Höhe der Länge von nur fünf Fibrillensegmenten entspricht.

Das sind die Segmente, von denen M. Heidenhain sagt, dass sie unmöglich Zellen sein könnten. Ja, er hat absolut recht! Es sind keine Zellen: aber es sind Teile von echten Zellen, welche, wie obige Erörterung zeigt, vom Zelleib abgeschnitten sind und alles andere, nur kein Beweis dafür, dass die Herzmuskulatur nicht aus Zellen zusammengesetzt sein soll.

Fertigen wir uns nun, der Vollständigkeit halber, einen genau durch die Mitte zwischen der vorderen und der hinteren Breitseite des Modells und parallel mit ihnen gehenden Längsschnitt an, so erhalten wir, nach Einzeichnung von Krauseschen Z-Linien, Sarcoplasma und Kernen, wo man sie der Wahrscheinlichkeit nach zu vermuten hätte, ein Bild, wie in der schematischen Fig. 10 b. Die dunklen Querlinien wären auch hier, wie in Fig. 10 a die gefärbten und einander berührenden Querflächen der beiden Zellmodelle resp. die Schaltstücke der Muskulatur selbst. Da wir die Längsflächen nicht gefärbt haben und eine

innige Aneinanderlagerung und Verschwinden derselben durch Verschmelzung angenommen haben, so werden wir in Fig. 10 b von den Längsflächen nichts sehen; man wird sie sich aber jeder-

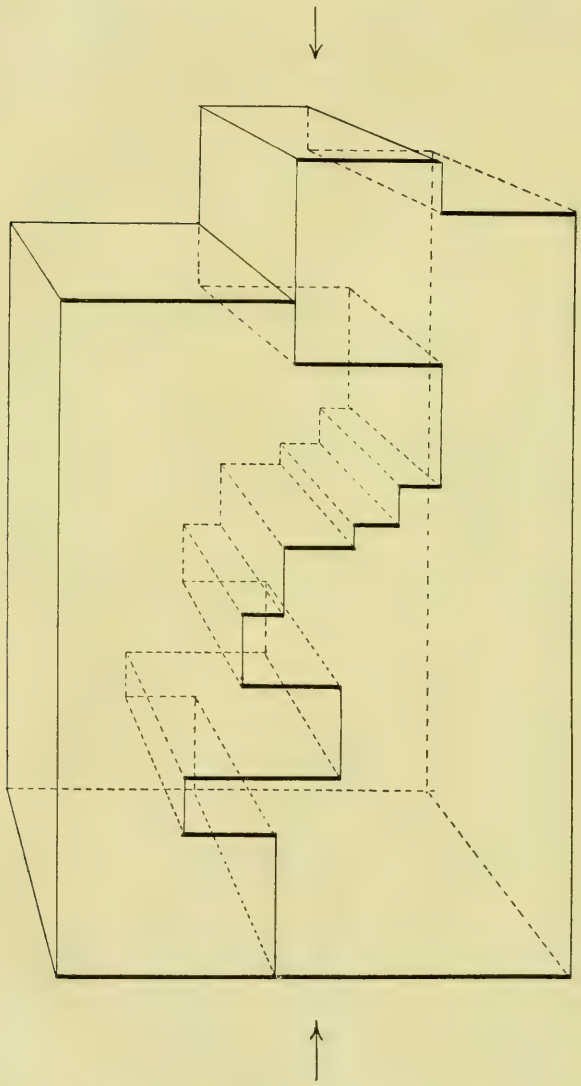


Fig. 9.

Modell zweier mit treppenartig abgestuften Zacken ineinandergreifenden Muskelzellen, das Ganze glasartig durchscheinend gedacht und perspektivisch gezeichnet.

zeit konstruieren können, wenn man die Fig. 10 b mit der Fig. 9 vergleicht. Da haben wir also auch eine ganze Menge von Schaltstücken hintereinander liegend und ein Bild ähnlich der Fig. 6 auf Seite 50 der M. Heidenhainschen Arbeit (17), und doch bildet jedes noch so kleine Schaltstück unserer Figur einen Teil der Grenzfläche nur zweier Zellen, wobei auch nicht ein

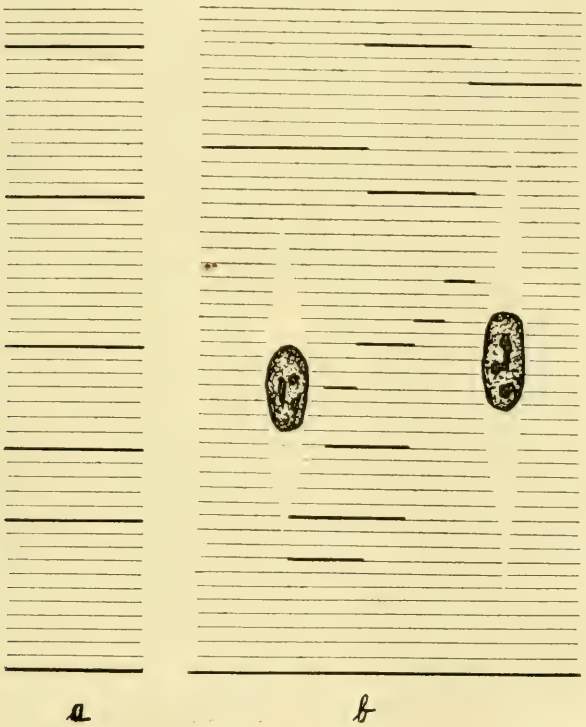


Fig. 10, a und b.

Verschiedene Schnittbilder der beiden in Fig. 9 abgebildeten und miteinander verschmolzenen Zellmodelle in Heidenhainscher Auffassung. Nur die geschwärzt gedachten Querflächen sind in Kantenansicht zu erkennen. Um das Bild der Wirklichkeit ähnlicher zu machen, wurden Kerne, Sarcoplasma und Grundmembranen eingezeichnet. Die vollständige Abgrenzung der beiden Zellen in b ist nach Schema 9 leicht auszuführen.

kleinstes zwischen zwei noch so nahe gelegenen Schaltstücken übrig bleibt, das nicht zu einer der beiden Zellen gehört.

Sehen wir uns nun nach weiteren Tatsachen um, welche geeignet erscheinen könnten, die Existenz scharf begrenzter Herzmuskelzellen zu stützen.

Es ist eine gewöhnliche Erscheinung, dass zu beiden Seiten eines Schaltstücks sowie einer Grenzmembran sehr verschiedene Kontraktionszustände sich finden. Hat man Präparate, an denen die Zellen deutlich abgegrenzt sind, so sieht man, dass gewöhnlich der gleiche Kontraktionszustand sich in der ganzen Zelle findet. Es kann allerdings vorkommen, dass der Kontraktionszustand von einem Ende der Zelle aus gegen das andere Ende zu ganz allmählich sich etwas ändert. Es handelt sich hier augenscheinlich um eine fixierte Kontraktionswelle. Dass man auch ganz gewöhnlich kurze kernlose Muskelsegmente im anderen Kontraktionszustand finden wird als die Umgebung, ist gar nicht anders zu erwarten, da es eben Stücke sind von Zellen, deren grösster kernhaltiger Abschnitt in einem anderen Schnitt liegt und ebenfalls den eigenartigen Kontraktionszustand des betreffenden kleinen Segmentes zeigen muss. Es sind also Schaltstücke und Grenzmembranen Schranken für physiologische Vorgänge.

Dass diese Bildungen auch die Grenzen für physikalische Vorgänge bilden, geht aus folgendem hervor. Wir haben schon bei der Besprechung der von uns angewandten Methoden erwähnt, dass wir rundliche Herzmuskelstücke wie Papillarmuskeln und trabeculae carneae in dazu passende kurze Glasröhrchen geschoben und das ganze in gewöhnlichen (94%) Alkohol geworfen haben. Bei dieser Vorrichtung konnte der Alkohol nur von den Querschnitten aus in die Muskelstückchen eindringen.

Professor Zimmermann empfahl mir diese Methode aus folgenden Gründen: Er hatte beobachtet, dass bei der Fixation von gewöhnlichen quergestreiften Muskelstückchen vom Frosch an den gefärbten Querschnitten der Muskelfasern, welche der Oberfläche des fixierten Stückes näher lagen, nicht alle Stellen die gleiche Färbungsintensität zeigten, und zwar waren die der Oberfläche des Stückes zunächst liegenden Abschnitte jeder Faser erheblich heller gefärbt, als die von ihr abgewandten Teile. Das gleiche Bild zeigte jeder einzelne Muskelquerschnitt; also es war, was wir hervorheben wollen, nicht etwa so, dass die oberflächlicheren Muskelfasern unter gleichmässiger Färbung in toto heller erschienen als die tiefer liegenden. Die gleiche Eigentümlichkeit zeigte auch jeder einzelne Kern. Es geht daraus hervor, dass in durch Membranen oberflächlich abgeschlossenen Gebilden, durch

den Einfluss des nur von einer Seite eindringenden Alkohols, gewisse Substanzen an die gegenüberliegende Seite, also in der Richtung des Diffusionsstromes gedrängt und dort fixiert werden, da sie durch die Membran (Sarcolemma resp. Kernmembran) nicht hinaus können.

Wir sagten uns nun, dass, wenn die Herzmuskulatur sich aus scharf begrenzten Zellen zusammensetzt, und die Schaltstücke Teile von die Zellen trennenden Membranen darstellen, auch bei Herzmuskelzellen die gleichen Erscheinungen auftreten müssen.

Der erste Längsschnitt[1]), den wir untersuchten, entsprach vollständig unserer Erwartung: die Schaltstücke bildeten die Grenze von verschieden gefärbten Muskelabschnitten; auf der der Oberfläche des fixierten Stückes (Querschnittfläche) zunächst liegenden Seite war die Muskulatur dunkelblau, auf der anderen Seite ganz hell gefärbt. Die dunkle Färbung nahm von dem Schaltstück weg, d. h. gegen die Oberfläche (Querschnittfläche) zu, allmählich ab. Das gleiche zeigte sich sowohl an glatt durchgehenden Schaltstücken, als auch an in mehrere Stufen zerlegten. Es musste also auch zwischen den Stufen noch eine Schranke vorhanden sein, welche wir an den Salpetersäure-Alkoholpräparaten als Grenzmembranen erkannten. An Präparaten (Längsschnitten) von Stücken, in welche von allen Seiten her der Alkohol eindringen konnte, sahen wir an der Stückoberfläche benachbarten Stellen durch scharfe, oft weit verfolgbare, längs verlaufende Grenzlinien voneinander getrennte, verschieden intensiv gefärbte Muskelpartien: dunkel gegen die Stückoberfläche, hell auf der anderen Seite. Dies wiederholte sich nach der Tiefe zu. Nach Lage der Dinge mussten die Grenzen zwischen den verschieden dunkel gefärbten Stellen den Grenzmembranen entsprechen. Es bilden also Schaltstücke + Grenzmembranen auch im physikalischen Sinne zusammenhängende Scheidewände.

Bei der Untersuchung der Muskulatur des Hundeherzens fanden wir einzelne Stellen, an denen die Querstreifung undeutlich geworden war und die Kerne zu kleinen Klümpchen ge-

[1]) Wir hatten die ersten Schnitte vom Block zur Untersuchung nicht benutzt, weil es möglich gewesen wäre, dass zwischen Glasröhrchenwand und Muskelstück etwas Alkohol eingedrungen wäre, und wir nur diese Stellen untersuchen wollten, welche durch ausschliesslich vom Querschnitt aus eindringenden Alkohol beeinflusst wurden.

schrumpft waren. Es handelte sich hier offenbar um kranke oder schon vor der Fixation, während des allgemeinen Lebens abgestorbene Muskelmassen. Bei genauer Betrachtung zeigte es sich, dass diese Vorgänge an den Schaltstücken und Grenzmembranen Halt machten und überhaupt immer einzelne scharf begrenzte ein- oder zweikernige Muskelterritorien in toto, also Zellen ergriffen hatten.

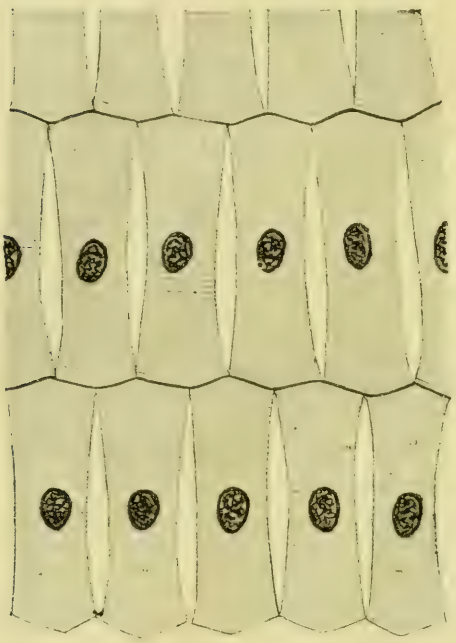


Fig. 11.
Schema der Verbindung der Herzmuskelzellen zu einem Netz, dessen Maschen gleich der Zelllänge sind.

Wenn wir uns auch vorgenommen hatten, nur menschliches Material zu berücksichtigen, so glaubten wir doch zur Ergänzung unserer Beweismittel den letzteren Fall vorbringen zu sollen.

In der obigen Darstellung sind wir von einem Fall ausgegangen, bei welchem die Herzmuskelzellen in einer Ebene zu einer Art Mauerwerk von der Dicke eines Bausteins (resp. Zelle) unter Verzahnung verbunden sind. Wir müssen noch hier hinzufügen, dass, wenn auch Zellen innerhalb der Mauerebene allseits mit Nachbarzellen vollständig verbunden sein können, doch hie und da an vielen Stellen schmale kurze Spalten vorhanden sind, durch welche etwas Bindegewebe und besonders Blutkapillaren und wohl auch Lymphspalten hindurchziehen, — Einrichtungen, welche man leicht verstehen kann und welche augenscheinlich Eberth übersehen hat; denn nie haben wir in einer Ausdehnung, wie sie die Eberthsche Fig. 22 (siehe die Kopie der Eberthschen Figur in unserer Fig. 3) zeigt, Zellen ohne Spalt-

bildung allseits zusammenstossen sehen, und auch unsere Fig. 4, welche mit der erwähnten Eberthschen grosse Ähnlichkeit besitzt, zeigt an drei Stellen, die man leicht auffindet, solche Spalten (in jeder steckt ein Kern von einer Bindegewebszelle oder einer Blutkapillare).

Der Grund für die Benutzung der blatt- oder mauerartigen Muskelmassen zum Nachweis für die Zusammensetzung der Herzmuskulatur aus Zellen ist der, dass man unter günstigen Verhältnissen in einer grossen Ebene zahlreiche scharf begrenzte und deutlich erkennbare Zellterritorien erkennen und ausgedehnte Grenzmembranen auffinden und studieren kann und nicht, weil etwa diese Verbindungsart der Zellen miteinander die häufigere ist. Im Gegenteil, diese Verbindungsform ist die am wenigsten häufige.

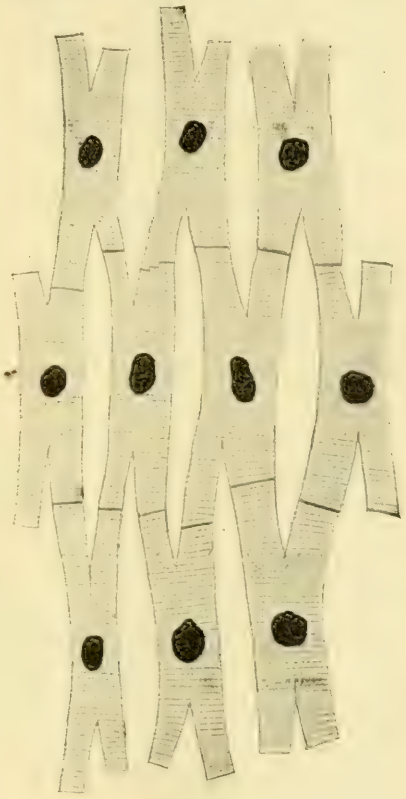


Fig. 12.

Schema der Verbindung der Herzmuskelzellen zu einem Netz, dessen Maschenlänge grösser ist als die Zellänge. Dadurch wird das Ende der Zellen in Ausläufer gespalten.

Die gewöhnlichste Form der Verbindung der Zellen ist die Netzform wie im Schema Fig. 11, Fig. 12 und in der Fig. 8. Das Schema Fig. 11 stellt gewissermassen ein Zwischenglied dar zwischen der Zellmauer (Zellblatt), wie sie in Fig. 3 dargestellt ist und dem Schema Fig. 12. Im Schema Fig. 11 besitzen die Spalten die Länge einer Muskelzelle. Im Schema Fig. 12 erstrecken sie sich noch in die Zellen am Ende der Spalten hinein. Das letztere gilt teilweise auch für Fig. 8, bei welcher jedoch auch ein Teil der Spalten an der Zelloberfläche Halt machen. An einigen Stellen setzt sich der Spalt scheinbar in die Zellen

fort; es handelt sich jedoch hier um eine besondere Gruppierung der Fibrillen innerhalb der Zellen.

Wir sprachen eben von Zellen, haben aber noch den Beweis zu erbringen, dass auch bei der netzförmigen Anordnung der Muskelfasern Zellterritorien sich abgrenzen lassen. Die Untersuchung von Querschnitten von Trabekeln und Papillarmuskeln etc. zeigt, dass sehr häufig Querschnitte von Muskelfasern in Reihen, somit also die ganzen Fasern in gewissen Ebenen angeordnet sind, in welchen auch hauptsächlich Anastomosen auftreten.

Will man nun untersuchen, ob hier Zellen vorhanden sind oder nicht, so ist es klar, dass dieses am leichtesten dann gelingt, wenn man parallel mit diesen Ebenen, in welchen Muskelnetze liegen, schneidet, wobei es gelingen kann, dass man auf grössere Ausdehnung hin ein Netz vollständig in den Schnitt bekommt, unter der schon weiter oben festgestellten Bedingung, dass die Schnittdicke 10 μ bis 15 μ beträgt. Fig. 8 stellt einen solchen Schnitt dar. Hier sehen wir nun ohne weiteres, dass einkernige Zellen scharf abgegrenzt sind und um so deutlicher hervortreten, als sie in verschiedenen Funktionszuständen sich befinden. Man sieht, dass die Zellen eine recht komplizierte Gestalt besitzen können, wie z. B. die helle Zelle oben links, welche sich nach einer Seite hin an der Bildung von dreien, nebeneinander liegenden Muskelbälkchen beteiligt.

Eine etwas dunklere, rechts an diese sich anschliessende Zelle (b) besitzt einen langen treppenförmig abgestuften Fortsatz, der nach unten links an dem oberen Ende eines Spaltes vorbeizieht und sich zwischen die oben erwähnte helle und eine darunter liegende dunkle einschiebt.

Nehmen wir an, wir hätten dieses Zellnetz nicht genau in seiner Ebene getroffen, sondern senkrecht zu ihr geschnitten und hätten Schnitte von 3 μ Dicke hergestellt, so können wir leicht erkennen, was von dem gezeichneten Muskelnetz in die einzelnen Schnitte hineinfallen würde. Man braucht nur zwei gerade geschnittene Papiere rechts und links auf die Zeichnung zu legen, so dass das linke Papier von links her oben und unten an die Linie 1, das rechte von rechts her oben und unten an die Linie 2 stösst. Der vom Papier frei bleibende schmale Streifen stellt alles dar, was von den betreffenden Zellen in den Schnitt fallen würde. In diesem Streifen würden sich sieben zum Teil recht

kurze, durch Schaltstücke scharf geschiedene Muskelsegmente ohne Kern finden — ein Befund, den sicher M. Heidenhain für sich als Beweismittel gegen die Zellentheorie der Herzmuskulatur in Anspruch nehmen würde, mit der Bemerkung, dass die Segmente zum Teil zu kurz seien, um Zellen sein zu können. So sagt er pag. 51 (17): „Mitunter fassen zwei benachbarte Schaltstücke nur wenige, ja nur ein einziges Muskelfach zwischen sich, so dass man beim besten Willen ein solches Segment nicht als Zelle bezeichnen könnte". Mit diesem Satz sind wir durchaus einverstanden: die Segmente sind nicht Zellen, sondern Teile von Zellen, deren grössere kernhaltige Stücke eben nicht im Schnitt liegen können, da die Zelle b, welcher das kleinste in den konstruierten Schnitt fallende Segment angehört, einen grössten breiten Durchmesser (parallel mit der Querstreifung gemessen) von 33 μ besitzt, also bei einer Schnittdicke von 3 μ auf 11 Schnitte verteilt wäre.

In unserer Fig. 8 findet sich links unten bei a ein teilweise nur auf zwei Fibrillensegmentlängen sich erstreckendes Muskelsegment ohne Kern. Beim Arbeiten mit der Schraube konnten wir deutlich erkennen, dass, als die oberhalb und unterhalb des Segmentes gelegenen Muskelmassen nebst den trennenden Schaltstücken verschwanden, das Segment deutlich blieb und in der Richtung abwärts in ein Muskelbälkchen überging, das sich nicht mehr weiter verfolgen liess. Es handelt sich also hier um einen Fortsatz, der von einer einem Nachbarnetz angehörenden Muskelzelle ausgeht und sich zwischen zwei Zellen des gezeichneten Netzes hineinschiebt, Verhältnisse, wie sie in Fig. 2 bei b und c dargestellt sind.

Nun darf man nicht denken, dass man so deutliche Bilder der Zellen, wie sie in Fig. 8 dargestellt und genau nach dem Präparat gezeichnet sind, so ohne weiteres in allen Stellen des Schnittes finden müsse. Im Gegenteil wird man, wenn man aufs Geratewohl Längsschnitte anfertigt, nur durch einen glücklichen Zufall Zellen in ihrer grössten Ausdehnung erhalten, und zwar wenn man parallel gerade genau mit der Netzebene geschnitten hat. Begreiflich kann bei fehlender vorausgehender Orientierung die Schnittebene mit der Netzebene unendlich viel verschiedene Winkel bilden, folglich ist die Wahrscheinlichkeit, dass die Schnittebene mit der Netzebene zusammenfällt, sehr gering. So wird man.

wenn einem der Zufall nicht günstig ist und man zu dünn schneidet, einen ganzen Papillarmuskel in eine Schnittserie zerlegen können, ohne nur auch eine einzige Stelle zu finden, an welcher die Zellen in ihrer grössten Ausdehnung im Schnitt

Fig. 13. Längsschnitt aus der Wand des linken Ventrikels eines 27jährigen Mannes. Alkoh.-Salpetersäure. Seibert. Obj. 5. Okul. 2. Dünnes Bälkchen, eine einfache Zellkette darstellend.

Fig. 14. Längsschnitt durch Muskelzellen aus dem rechten Vorhof eines 27jährigen Mannes. Alkoh.-Salpetersäure-Fixation. Seibert, apochromat. Ölimmers. 2 mm, Kompens.-Okul. 4. Vergrösserung ursprünglich 830 Mal, bei der Reproduktion etwas verkleinert. Einfache Zellformen; reichliches Sarcoplasma; Schaltstücke dünn; Sarcolemma und Grenzmembranen mit Verstärkungsleisten (im Querschnitt als Pünktchen) deutlich.

liegen. Nun wechseln glücklicherweise die Ebenen und sind auch Anastomosen zwischen Nachbarnetzen häufige Erscheinung, so dass man auch gelegentlich bei anderer Schnittrichtung brauchbare Schnitte bekommt.

Die einfachste Form der Anordnung der Herzmuskelfasern stellen die durch Aneinanderreihung einfacher Zellen zu Zellketten gebildeten Bälkchen dar (siehe Fig. 13). Hier gehen bei einzelnen Individuen die Schaltstücke ohne irgend welche Komplikationen quer durch das ganze Bälkchen hindurch, oder man findet bei anderen Individuen mehr oder weniger reichliche Treppenbildung. Zuweilen findet man auch Bälkchen von $1^1/_2$ bis 2 Zellbreiten, d. h. die Zellen können bald mehr spindelförmig und dann so verschoben sein, dass die Mitte einer Zelle auf der einen Seite des Bälkchens den schmalen miteinander verwachsenen Endflächen zweier Zellen auf der anderen Seite des Bälkchens entspricht; oder die Zellen sind überall ziemlich gleich breit und können bald aneinander in der Längsrichtung verschoben oder in gleicher Höhe genau nebeneinander liegen (siehe Fig. 5 und 6). Solche Bälkchen kann man auf grössere Strecken hin verfolgen, ohne dass ein Spalt zwischen den nebeneinander liegenden Zellen vorhanden wäre. Es ist klar, dass man hier nur bei einer bestimmten Schnittrichtung die Zellen nebeneinander liegend sieht, wie sie in den Fig. 5 und 6 abgebildet sind.

Bis jetzt haben wir nur von Verhältnissen gesprochen, wie sie sich in den Ventrikeln finden. Bekanntlich hat Minervini gewisse Unterschiede zwischen dem Bau der Ventrikelfasern und demjenigen der Vorhöfe gefunden. In der Literaturbesprechung haben wir das für uns Wichtigste angeführt. Wir können seine Angaben durchaus bestätigen. Wir können auch hier bestimmte Zellterritorien abgrenzen (siehe Fig. 14) und zwar sind dieselben, abgesehen von meist sehr wenig komplizierten Schaltstücktreppen, höchst einfach gestaltet. Die Zellen stellen einfache Walzen, oft mit leichter Anschwellung in der Mitte dar, so dass sie dann an beiden Enden abgestumpften Spindeln gleichen. Seitliche Anastomosen oder Zacken und Zähne, wie wir sie an den Ventrikelzellen gefunden haben, fehlen gewöhnlich vollständig. Seitliche Verwachsungen, also Lamellenbildung, sind hier ganz gewöhnliche Erscheinung. So konnten wir in einem Fall fünf nebeneinander liegende Zellen miteinander verwachsen sehen. Hierbei verlaufen

die Grenzmembranen genau parallel mit den Fibrillen von einem Schaltstück bis zum anderen, falls nicht ein mehr oder weniger kurzer Spalt zur Passage für Kapillaren die Grenzmembran unterbricht. Da ganz gewöhnlich die Querstreifen von Nachbarzellen in der Grenzmembran genau zusammentreffen, sind hier Verstärkungsleisten in allen Teilen der Grenzmembran zu beobachten, so dass, falls sie quer getroffen sind, die Querschnitte wie eine gerade Perlenschnur aussehen (siehe Fig. 14). Die Verstärkungsleisten sind jedoch feiner als diejenigen der Ventrikelmuskulatur.

Wegen den einfachen Verhältnissen in der Muskulatur der Atrien wäre es jedem, der sich durch eigene Untersuchung über den zelligen Bau der Herzmuskulatur überzeugen möchte, zu empfehlen, mit dem Studium dieser Verhältnisse zu beginnen und dann erst zu den Ventrikeln überzugehen. Auch bei der Untersuchung der Atrienmuskulatur ist es zu empfehlen, Flachschnitte, d. h. parallel mit der äusseren Oberfläche, anzufertigen.

Nachdem wir, wie wir glauben, in obigen Erörterungen dargetan haben, dass die Herzmuskulatur des Menschen ausnahmslos aus distinkten Zellen sich zusammensetzt, scheint es uns angezeigt, zu untersuchen, wie M. Heidenhain dazu gekommen ist, die Zellgrenzen in Abrede zu stellen, obschon er ganz richtig pag. 67 (17) schreibt: „Sieht man sich diese grösseren Segmente in Beziehung auf die Kerne an, so zeigen sich diese, ein oder zwei an der Zahl, ziemlich regelmässig in der Mitte des Segmentes oder sie sind in entsprechender Weise symmetrisch nach den beiden Enden hin verteilt".

Nach unserer Überzeugung ist M. Heidenhain zu seiner Ansicht dadurch gekommen, dass mit der von ihm angewandten Methode die Längsgrenzen der Zellen (Grenzmembranen) im allgemeinen nicht gut darstellbar sind und er somit die Schaltstücke nicht als Teile von Zellgrenzen erkannt hat. Da er zusammenhängende Zellgrenzen nicht zu Gesichte bekam, konnte er auch von dem eigenartigen Ineinandergreifen von Zellfortsätzen nichts wahrnehmen, was wiederum zur Folge hatte, dass das durch die Verzahnung bedingte Auftreten so zahlreicher, oft dicht aufeinander folgender Schaltstücke ihn in seinem Irrtum noch mehr bestärkte. Dass er jedoch auch Teile der Grenzmembran gesehen hat, beweist Fig. 9 a und b auf Tafel III, sowie Fig. 12 auf Tafel IV seiner Arbeit (17). In Fig. 9 werden geradezu

Stufen einer Schaltstücktreppe durch je ein Stück Grenzmembran miteinander verbunden — eine Einrichtung, welche M. Heidenhain doch eigentlich auf die richtige Spur hätte bringen können.

Eine weitere Ursache für den Irrtum M. Heidenhains ist der Umstand, dass er zu dünn geschnitten hat. Für feinste Strukturverhältnisse sind ja dünne Schnitte selbstverständlich am Platze, will man aber grosse Gebilde möglichst in ihrer Gesamtausdehnung erkennen, so muss man, wie wir weiter oben eingehend erörtert haben, auch die Schnittdicke den Verhältnissen anpassen.

Das Sarcoplasma.

Das Sarcoplasma ist um so reichlicher vorhanden, je jünger das Individuum ist. Und zwar ist es auf jeder Altersstufe, wie schon Minervini gezeigt hat, in den Muskelzellen des Vorhofs viel reicher entwickelt als in denjenigen der Ventrikel. Gewöhnlich ist in jeder Zelle nur eine grössere spindelförmige Sarcoplasmaanhäufung vorhanden, welche den oder die Kerne enthält. Es kommt jedoch vor und zwar bei grossen platten Zellen, dass Sarcoplasmamasse und Kern ebenfalls stark abgeplattet sind und sich dann zwischen den Muskelfibrillen hindurchwinden. Bei dünneren Schnitten wird diese Masse oft an mehreren Stellen getroffen, so dass es aussieht, als ob mehrere isolierte Sarcoplasmaanhäufungen vorhanden wären (siehe Fig. 8 unten rechts in der grossen Zelle). Vollständig isolierte gleich grosse Sarcoplasmamassen scheinen in Wirklichkeit nur ausnahmsweise vorzukommen: kleinere Anhäufungen finden sich jedoch häufig an der Gabel zwischen zwei Zellfortsätzen, besonders wenn der Winkel zwischen den beiden Fortsätzen etwas grösser ist und dann deutlich divergierende Fibrillenbündel entstehen (siehe Fig. 8 an einzelnen Stellen).

Häufig sieht man auch die kernhaltige Hauptsarcoplasmamasse, welche an einem Ende regelrecht zugespitzt ist, am anderen Ende im Winkel zwischen zwei Fortsätzen unmittelbar bis zur freien Oberfläche reichen (siehe Fig. 8 oben links).

Gelegentlich erscheint die Sarcoplasmaspindel gebogen, und zwar wenn die betreffende Zelle an einem Ende sich nach einer Seite hin verlängert (siehe Fig. 8 ganz oben die zweite Zelle von rechts).

In einigen Fällen sahen wir die Sarcoplasmamassen zweier in der Fibrillenrichtung aneinander stossenden Muskelzellen scheinbar unmittelbar durch ein grosses Loch in einem Schaltstück hindurch zusammenhängen. Bei genauer Untersuchung jedoch zeigte es sich, Fixation mit Salpetersäure, Alkohol und kräftige Färbung vorausgesetzt, dass in der vermeintlichen Öffnung eine Art Grenzmembran sich ausspannte, dass also die Sarcoplasmamassen und somit auch die beiden Zellen vollständig voneinander getrennt waren (siehe Fig. 15).

Die Hauptsarcoplasmaanhäufung liegt gewöhnlich in der Mitte der Zelle, doch kommen hie und da zahlreiche Abweichungen

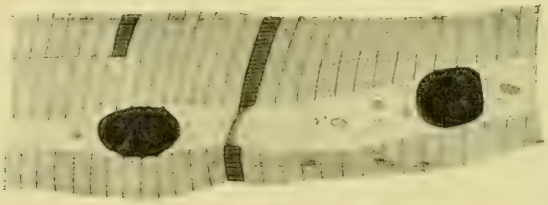


Fig. 15.

Längsschnitt von Herzmuskelzellen aus einem Ventrikel eines erwachsenen Menschen. Alkohol-Sapetersäure-Fixation. Seibert, apochromat. Ölimmers. 2 mm, Komp.-Okul. 8. Die bis an die miteinander, im übrigen durch ein Schaltstück verbundenen Enden zweier Muskelzellen reichenden Sarcoplasmamassen werden durch eine in einem Loch des Schaltstückes sich ausspannende Membran voneinander getrennt.

vor. So fanden wir in einigen Fällen die Hauptsarcoplasmamasse unmittelbar an der Oberfläche der Zelle dicht unter dem Sarcolemma (siehe Fig. 16).

Das Auftreten von Pigmentkörnern im Sarcoplasma, besonders bei älteren Individuen, konnten auch wir häufig beobachten.

Die Kerne.

Was zunächst die Zahl derselben anbelangt, so fanden wir, wie frühere Untersucher, einen oder etwas weniger häufig zwei Kerne in einer und derselben Sarcoplasmaanhäufung. Da wir die Topographie der letzteren schon genau angegeben haben, so ist damit auch die Lage der Kerne im allgemeinen bestimmt. Sie liegen also meist mehr in der Mitte der Zelle, können jedoch

auch gegen das eine Zellende etwas verschoben sein, wodurch das Sarcoplasma in zwei ungleiche Stücke geteilt wird.

In Fig. 17 haben wir einige Querschnitte von Herzmuskelzellen (Ventrikel) abgebildet, welche durchaus nicht alle so regelmässig die Fibrillen in lamellenartigen Säulen angeordnet zeigen, wie es gewöhnlich angegeben wird. Man sieht zunächst, dass das Verhältnis zwischen Kerndurchmesser und Zelldurchmesser ein höchst verschiedenes ist. So ist bei dem kleinen Zellquerschnitt a die Fläche, die der Kern einnimmt, grösser als diejenige, welche der übrigen Zellsubstanz entspricht. Bei b erstreckt sich der Kern durch die ganze Zelldicke und berührt an zwei gegenüber

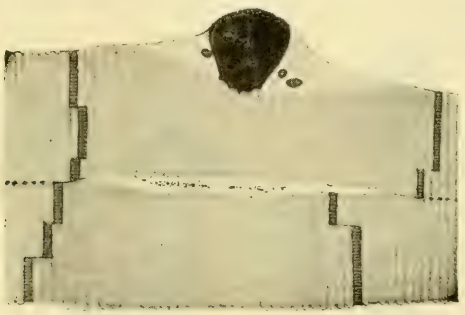


Fig. 16.

Längsschnitt aus der Wand des rechten Ventrikels eines 27jährigen Mannes. Alkoh.-Salpetersäure-Fixation. Seibert, apochromat. Ölimmers. 2 mm, Kompens.-Okul. 8. Ganz oberflächliche Lage von Sarcoplasma und Kern. Zusammenhang des letzteren mit den Grundmembranen. Sarcolemma.

liegenden Stellen unmittelbar die Oberfläche. Bei c kommt der Kern nur an einer kleinen Stelle, bei d und e je an einer grösseren, bei f mit der Hälfte seiner Peripherie mit der Zelloberfläche in Berührung. In Fig. 16 ist die oberflächliche Lage des Kernes eine noch ausgeprägtere. Man sieht, dass der Kern die Fibrillenmasse nur im Bereich von vier Fibrillensegmenten berührt.

Die Beziehung der Kerne zur Querstreifung ist oft eine so eigenartige, dass wir uns nicht versagen können, noch etwas darauf einzugehen. Die Kernmembran erscheint an der den benachbarten Muskelfibrillen anliegenden Fläche fein gezackt,

woraus man wohl im allgemeinen auf eine Schrumpfung des Kernes schliessen darf. Diese Schrumpfung ist durchaus keine unregelmässige, wie man erwarten sollte; vielmehr kann man deutlich erkennen, dass die Zacken genau mit den Querstreifen der Muskelfibrillen korrespondieren, und zwar zunächst mit den

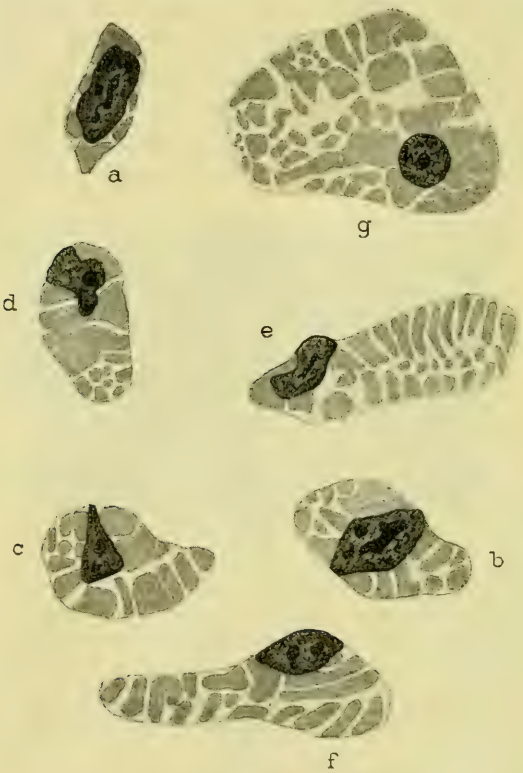


Fig. 17.

Querschnitte von sehr verschieden dicken Herzmuskelfasern resp. Zellen, aus einem Papillarmuskel des erwachsenen Menschen. Seibert, apochrom. Ölimmers. 2 mm, Kompens.-Okul. 6. Vergrösserung ursprüngl. 1270, bei der Reproduktion etwas verkleinert. Kerne zum Teil excentrisch, zum Teil mehr oder weniger oberflächlich gelegen.

Grundmembranen (Z-Membranen); deutlich sieht man, dass diese bei den mit Salpetersäure-Alkohol fixierten Herzmuskelfasern so scharf hervortretenden Linien unmittelbar mit den Zacken zusammenhängen (siehe Fig. 5 links in der Mitte, Fig. 6 rechts oben und unten, Fig. 15 links, Fig. 16). In günstigen Fällen

sieht man, dass auch genau in der Mitte zwischen zwei benachbarten Zwischenscheiben je eine feine Zacke der Kernmembran an die benachbarten Muskelfibrillen heranreicht, und zwar an einer Stelle, wo man unter ganz besonders günstigen Verhältnissen eine feine blasse Linie durch die Fibrillen hindurchziehen sieht, welche augenscheinlich der Mittelscheibe entspricht.

Diese Mittelscheibenzacken der Kernmembran sind in vielen Fällen an der ganzen in Frage kommenden Kernoberfläche sehr deutlich entwickelt, ohne dass in der betreffenden Muskelfaser die Mittelscheiben zu erkennen sind. Solche Fälle sind augenscheinlich sehr geeignet, die Frage zu entscheiden, ob die beschriebenen Zacken stachelartige Vorragungen sind, oder ob sie leistenartig kontinuierlich um die ganze Kernmembran herumlaufen.

Was zunächst die den (Krauseschen Z-) Grundmembranen entsprechenden Kernvorragungen betrifft, so sehen wir an den Tangentialschnitten von Kernen auf der Kernoberfläche bald kontinuierliche, bald hie und da unterbrochene schmale Streifen, welche entschieden dunkler erscheinen als die benachbarten Grundmembranen. Es geht hieraus sicher hervor, dass es sich nicht um optische Projektionen der Zwischenscheiben auf die Kernoberfläche handelt, da in diesem Falle die Streifen viel blasser sein müssten. Ausserdem ist zu bemerken, dass die Leisten der Kernmembran einen rauhen Eindruck machen. Es wäre möglicherweise dies so zu erklären, dass die im allgemeinen kontinuierlichen Leisten wiederum mit allerfeinsten Zacken besetzt wären, welche so dicht stünden, dass sie optisch miteinander verschmelzen. Möglicherweise handelt es sich auch um aus feinsten, dicht gedrängten Körnchen bestehende Kittmassen, welche die Kernmembran mit den benachbarten Fibrillen verbinden. Jedenfalls können wir nichts genaueres über diesen Punkt angeben.

Was nun die den Mittelscheiben entsprechenden Zacken betrifft, so entsprechen diese ebenfalls leistenartigen Faltungen der Kernmembran, die in der Projektion deutlich schmäler resp. feiner erscheinen, aber immerhin dunkelblau hervortreten, selbst wenn die Mittelscheiben in den betreffenden Muskelbalken nicht zu erkennen sind. Diese den Mittelscheiben entsprechenden Kernfalten scheinen uns nun, soweit die Färbung des Kernes ein Urteil gestattet, deutlich aus nebeneinander liegenden Körnchen

zu bestehen, wofür jedoch auch das soeben bei den den Grundmembranen entsprechenden Falten Gesagte gilt.

Fassen wir das über die Beziehung der Kerne zu den Querstreifen der Muskelfasern Gesagte zusammen, so glauben wir, daraus den Schluss ziehen zu dürfen, dass die Kerne durch innige Verbindung der Kernmembran mit den Mittel- und Grundmembranen in dem im allgemeinen mit Sarcoplasma erfüllten Rohre relativ fest in der Lage gehalten werden.

Das Bild der Zacken resp. Falten halten wir jedoch für ein Kunstprodukt, indem an den nicht befestigten Stellen zwischen den Leisten die Kernmembran bei dem Schrumpfen des Kerninhalts leicht einsinken kann.

Wir möchten aus dem Gesagten besonders hervorheben, dass also die Grundmembran und auch, wie M. Heidenhain gezeigt hat, „die Mittelmembran", nicht nur durch die Interfibrillarräume hindurchgehen, und so die Fibrillen miteinander verbinden, sondern auch mit der Kernoberfläche zusammenhängen kann.

Das Sarcolemma.

Wie aus der Literaturübersicht hervorgeht, haben die meisten Autoren die Existenz eines Sarcolemmas bei den Herzmuskelfasern verneint. Für dasselbe sprachen sich jedoch aus: Weismann, Winkler, Hoche und M. Heidenhain. Wir können die Darstellung des letzteren durchaus bestätigen. Wir konnten es an unseren Hämalaunpräparaten deutlich und bestimmt wahrnehmen und den Zusammenhang mit den Z-Linien (Grundmembranen M. Heidenhains) regelmässig konstatieren. Dieser Zusammenhang ist ein so inniger, dass, selbst wenn das Sarcolemma an der Oberfläche des Herzens infolge von Wassereinwirkung beim Abwaschen während der Sektion, auf kleinere oder grössere Strecken, wie beim willkürlichen Muskel, buckelartig abgehoben ist (siehe Fig. 14 und 16), die Z-Linien (Grundmembranen) durch den mehr oder weniger grossen Zwischenraum zu dem Sarcolemma hinziehen können, was auch für die grosse Dehnbarkeit der Grundmembranen spricht.

In Fällen, wo durch einen ganz oberflächlich gelagerten Kern das Sarcolemma abgehoben erscheint, wie in Fig. 16, gehen die Grundmembranen nicht bis zum Sarcolemma, da der Raum zwischen der kontraktilen Substanz und dem Sarcolemma von

Sarcoplasma eingenommen wird. Nie sahen wir durch Sarcoplasma hindurch Grundmembranen oder Mittelmembranen ziehen.

Was die Beziehung des Sarcolemmas zu den Schaltstücken anbelangt, so sahen wir regelmässig dasselbe im Zusammenhang mit den das Schaltstück begrenzenden Grundmembranen. Zwischen diesen beiden Membranen, also am Seitenrand der Schaltstücke, konnten wir von dem Vorhandensein eines Sarcolemmas nichts erkennen.

M. Heidenhain zeichnet diese Verhältnisse auf Taf. IV seiner Arbeit (z. B. links oben) ebenso, doch ist an einer Stelle (links unten) das Sarcolemma an dem Seitenrand eines Schaltstücks zwischen den beiden dasselbe begrenzenden Grundmembranen deutlich isoliert gezeichnet. Dergleichen haben wir nie gesehen.

Wenn bei dem gabeligen Abgang zweier Fortsätze am schmalen Ende einer Zelle am Gabelwinkel das Sarcoplasma mehr oder weniger breit bis zur Oberfläche gelangt, sehen wir das Sarcolemma auch diese indifferente Masse begrenzen.

Wenn zwischen zwei, im übrigen an den Breitseiten miteinander verwachsenen Zellen, ein mehr oder weniger ausgedehnter Spalt bestehen bleibt, so kann man hier an den einander zugekehrten Oberflächen je ein Sarcolemma in günstigen Fällen erkennen. Solche Sarcolemme nennt M. Heidenhain „Zwischensarcolemme“ (siehe Fig. 12 auf Taf. IV seiner Arbeit); aber mit Unrecht, denn es handelt sich hier ebensowohl um gewöhnliche Oberflächensarcolemme, wie an irgend einer anderen Stelle einer Balkenoberfläche. Will man von Zwischensarcolemme sprechen, so könnte man damit nur unsere „Grenzmembran“ bezeichnen, indem dieselbe als Verschmelzungsprodukt zweier unmittelbar aneinander stossender Nachbarsarcolemme angesehen werden muss, wenn nicht die Grenzmembranen dadurch entstehen, dass bei der Zellvermehrung in der seitlichen Richtung es überhaupt nicht zu einer Spaltbildung und nachfolgender Verschmelzung der Sarcolemme kommt, sondern von vornherein eine einheitliche die beiden Zellterritorien zwar trennende, doch ihnen beiden angehörende Membran ausgebildet wird. In letzterem Falle wäre es dann wohl möglich, dass etwa bei weiterer Ausbildung des Blutkapillarnetzes partiell die Grenzmembran sich der Fläche nach spaltet, und so zwei Oberflächensarcolemme gebildet werden. —

ein Vorgang, wie ihn ja auch M. Heidenhain, jedoch mit anderer Deutung, annimmt.

Wir glauben aus obigen Darstellungen den Schluss ziehen zu müssen, dass Oberflächensarcolemma, Grenzmembranen und Grundmembranen (Z-Linien), einschliesslich denjenigen, welche die Schaltstücke begrenzen, ein zusammengehöriges System bilden, wodurch das ganze Innere einer Herzmuskelzelle bei den verschiedenen Kontraktionszuständen in verschieden hohe, im übrigen aber unter sich gleich hohe Querräume geteilt wird, welche nur da, wo Sarcoplasma angehäuft ist, gegen dasselbe hin offen zu stehen scheinen. In diesen Räumen, und zwar zwischen den Grundmembranen, spannen sich die Fibrillensegmente aus.

Die Schaltstücke.

Was zunächst die gröberen und feineren Strukturverhältnisse dieser Gebilde anbelangt, so sind dieselben durch die Untersuchungen von Browicz und M. Heidenhain so weit klargestellt, dass wir uns kurz fassen können, da unsere Befunde in den wesentlichsten Punkten mit den Angaben genannter Autoren sich decken.

Zunächst finden wir, wie M. Heidenhain, regelmässig die Schaltstücke jederseits durch eine Grundmembran begrenzt, welche nicht zu dem Schaltstück gehört, sondern die betreffende Zelle gegen das Schaltstück abgrenzt und im allgemeinen zum Sarcolemma als „Endsarcolemma“ zu rechnen wäre, mit dem sie auch innig zusammenhängt. Ist diese Anschauung richtig, so müsste man mit Browicz und Przewóski das eigentliche Schaltstück als eine interzellulare Bildung auffassen. M. Heidenhain spricht sich darüber in folgendem Sinne aus [Seite 53 seiner Arbeit (17)]: „mithin geht aus dem Gesagten soviel hervor, dass die Schaltstücke in dem Zustande, wie sie beim Herzen des Erwachsenen vorliegen, die Bedeutung von Interzellularstrukturen zwar nicht haben können, dass aber allenfalls in entwicklungsgeschichtlicher, besser in phylogenetischer Hinsicht irgend ein Connex mit echten Interzellularstrukturen bestehen könnte“. Wir glauben M. Heidenhain so zu verstehen, dass, falls sich ontogenetisch oder phylogenetisch abgegrenzte Zellterritorien und zugleich Schaltstücke nachweisen liessen, er die letzteren als interzellulare Bildungen auffassen würde; dass er aber beim Erwachsenen, bei

dessen Herzmuskulatur er die Existenz von Zellgrenzen in Abrede stellt, infolgedessen überhaupt nichts mehr als zellular oder interzellular bezeichnen könne.

Was die feineren Strukturverhältnisse anbelangt, so finden auch wir feine Stäbchen, welche an den Zellgrenzen in die Fibrillenzüge als interzellulare Bildungen resp. Bindeglieder („Schaltstäbchen") eingeschaltet sind. Es wäre somit das Schaltstück für die kontraktilen Fibrillen (resp. das Schaltstäbchen für die einzelne Fibrille), was die Grundmembran für die Fibrillensegmente ist.

Ob zwischen den Schaltstäbchen noch eine besondere Zwischensubstanz vorhanden ist oder nicht, konnten wir mit Sicherheit nicht entscheiden.

Was die Treppen der Schaltstücke anbelangt, so finden wir dieselben individuell sehr verschieden ausgebildet: bei einzelnen Individuen finden sich zahlreiche Treppenstufen, bei anderen gehen Schaltstücke als ungeknickte Platten durch die ganzen Bälkchen hindurch, wodurch die Abgrenzbarkeit der Zellen sehr erleichtert wird. Wie kompliziert oft die Verhältnisse liegen, zeigt Fig. 18, wo sich zwischen langen Schaltstäbchen ganz kurze finden, wo ferner einzelne Schaltstäbchen sowie Gruppen von zwei und drei abwechselnd bald nach der einen, bald nach der anderen Seite verschoben sind, sodass hier die Nachbarzellen mit mehr oder weniger feinen Zähnchen versehen sind.

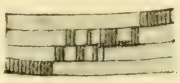


Fig. 18.
Sehr kompliziert gestaltetes Schaltstück aus dem rechten Ventrikel eines erwachsenen Mannes. Seibert, apochrom. Ölimmers. 2 mm, Kompens.-Okul. 8. Schaltstäbchen verschieden lang, z. T. einzeln oder in Gruppen verschieden weit aus dem allgemeinen Verbande herausgerückt.

Wir finden nun aber in bezug auf Ausbildung von Treppen nicht nur individuelle Schwankungen, sondern auch lokale bei einem und demselben Individuum. So sind in den Vorhöfen (siehe Fig. 14) die Schaltstücke viel dünner und einfacher gestaltet, selbst wenn bei dem gleichen Individuum in den Ventrikeln reichliche Treppenstufen ausgebildet sind.

Keilförmige Schaltstücke haben wir auch häufig beobachtet und in den Fig. 4, 7 und 8 abgebildet. Es ist klar, dass hier die Länge der Schaltstäbchen den Verhältnissen entsprechend sehr variieren muss.

Zusammenfassung.

Wir wollen hier nur in kurzen Sätzen die wesentlichsten Resultate unserer Untersuchungen wiederholen.

1. Die Herzmuskulatur des Menschen ist aus distinkten ein- oder zweikernigen Zellen zusammengesetzt.
2. Die Zellen der Atrien besitzen einfachere resp. primitivere Form wie diejenigen der Ventrikel.
3. Kurze, kernlose, durch Schaltstücke begrenzte Protoplasmasegmente sind ausnahmslos Teile resp. Fortsätze von Zellen.
4. Die Zellen sind an ihrer Oberfläche mit einer protoplasmatischen Membran versehen, bestehend aus: dem Oberflächen-Sarcolemma, den die Schaltstücke begrenzenden Grundmembranen (Endsarcolemma) und den mehr oder weniger ausgedehnten (z. B. kurzen Stücken zwischen den Schaltstückstufen) immer zwei seitlich aneinander gelagerten Zellen gemeinschaftlichen „Grenzmembranen".
5. Die Grenzmembranen sind beim Zusammenpassen der beiderseitigen Grundmembranen mit „Verstärkungsleisten" versehen.
6. Sarcoplasma und Kerne können auch ganz oberflächlich unter dem Sarcolemma liegen.
7. Die Kerne hängen mit den Grundmembranen und den Mittelmembranen zusammen.

Es erübrigt mir die angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. K. W. Zimmermann für die Anregung zu dieser Arbeit, die freundliche Beihilfe bei der Abfassung derselben und die eigenhändige Anfertigung der Figuren meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

1. Aeby, Ch.: Über die Bedeutung der Purkynjeschen Fäden im Herzen. Zeitschr. f. ration. Medizin. 1863. III. Reihe. Bd. XVI.
2. Arnold, J.: Über die feinere Struktur und Architektur der Zellen. III. Muskelgewebe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52.
3. Böhm, A. und von Davidoff, M.: Lehrbuch der Histologie des Menschen. III. Auflage. 1903.
4. Browicz, F.: Über das Verhalten von Kittsubstanz der Herzmuskelzellen. Wiener Klin. Wochenschr., 1889, Nr. 50. (Kurz vorher erschien dieselbe Arbeit in polnischer Sprache in Przegląd lekarski.)
5. Derselbe: Über die Bedeutung der Veränderungen der Kittsubstanz der Muskelzellbalken des Herzmuskels. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol., 1893, Bd. 134.
6. Chiarugi, G.: Delle condizioni anatomiche del cuore al principio della sua funzione e contributo alla istogenesi delle cellule muscolari cardiache, in Atti d. R. Accad. d. Fisiocritici Siena. Ser. 3, Vol. 4, 1887.
7. Cohn, Th.: Über Interzellularlücken und Kittsubstanz. Anat. Hefte, Bd. 5. 1895.
8. Durand, A.: Etude anatomique sur le segment cellulaire contractile et le tissu connectif du muscle cardiaque. Thèse de Lyon. 1879.
9. Eberth, C. J.: Die Elemente der quergestreiften Muskeln. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol., 1866.
10. v. Ebner, V.: Über die Kittlinien der Herzmuskelfasern. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wissenschaft, Wien, mathem.-naturw. Kl., 1900, Bd. 109, Abt. III.
11. Derselbe: Köllikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 1902. VI. Aufl., Bd. III.
12. Eckhardt, C.: Zur Entwicklungsgeschichte der Herzmuskulatur. Zeitschr. f. ration. Mediz., 1866, Bd. 29.
13. Flemming, K.: Morphologie der Zelle. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. VII, 1897.
14. Gastaldi, B.: Neue Untersuchungen über die Muskulatur des Herzens. Würzburger naturwissensch. Zeitschr., 1862, Bd. III.
15. Godlewski, E.: Über die Entwicklung des quergestreiften muskulösen Gewebes. Anzeiger d. Akademie d. Wissensch. in Krakau, mathem.-naturw. Kl., 1901, Nr. 3.

16. Goldenberg, B.: Untersuchungen über die Grössenverhältnisse der Muskelfasern des normalen, sowie des atrophischen und des hypertrophischen Herzens des Menschen. Dissert. Dorpat. 1885 uud Virchows Arch., Bd. 103.

17. Heidenhain, M.: Über die Struktur des menschlichen Herzmuskels. Anat. Anzeiger, 1901, Bd. 20, Heft 2 und 3.

18. Hoche, Cl. L.: Recherches sur la structure des fibres musculaires cardiaques: 1. du mode de réunion des cellules myocardiques, 2. de l'existence du sarcolemme. Bibliographie anat. 5me année, 1897.

19. Hoyer, H.: Über die Struktur und Kernteilung der Herzmuskelzellen. Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. in Krakau, mathem.-naturw. Kl., 1899.

20. Derselbe: Über die Kontinuität der kontraktilen Fibrillen in den Herzmuskelzellen. Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. in Krakau, mathem.-naturw. Kl., 1901, Nr. 3.

21. Joseph, S.: De anatomia cordis. Vratisl., 1857, Dissert. und im Arch. f. pathol. Anat., Bd. XIV.

22. Kölliker, A.: Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen. 1852, Bd. II.

23. Derselbe: Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1852. I. Aufl.

24. „ „ „ „ „ „ 1859, III. „

25. „ „ „ „ „ „ 1863, IV. „

26. „ „ „ „ „ „ 1902, VI. „ Bd. I.

27. Langerhans, P.: Zur Histologie des Herzens. In Virchows Arch., Bd. 66.

28. van Leeuwenhoek, A.: Arcana naturae. Epistola 82, 1694, Delphis Batavorum.

29. Mac Callum, J. B.: On the histology and histogenesis of the muscular fibres of the human heart muscle. Anat. Anzeiger, Bd. 13.

30. Marceau, F.: Recherches sur l'histologie et le développement comparés des fibres de Purkyně et des fibres cardiaques. Thèse de Nancy. 1902.

31. Meigs, A. V.: The penetration of the muscular fibres of the human heart by capillaries etc., in Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 33, P. 2.

32. Minervini, R.: Particolarità di struttura delle cellule muscolari del cuore. Anat. Anzeiger, Bd. 15, Nr. 1, 1898.

33. Moriya, Gozo: Über die Muskulatur des Herzens. Anat. Anzeiger, Bd. 24, Nr. 19 und 20, 1904.

34. Paladino, G.: Contribuzione all' anatomia, istologia e fisiologia del cuore. Movim. med. chirurg., Napoli, 1876.

35. Palicki, B.: De musculari cordis structura. Vratisl., 1839, Diss.

36. Pohl-Pincus: Über die Muskelfasern des Froschherzens. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 23.

37. Przewóski, E.: Du mode de réunion des cellules myocardiques de l'homme adulte. Contribution à l'étude de l'histologie normale et pathologique du coeur. Arch. des sciences biolog. publ. par l'institut de méd. expérim. à St. Pétersbourg, II, No. 2, 1893.

38. Ranvier, L.: Technisches Lehrbuch der Histologie, übersetzt von W. Nicati und H. v. Wyss, Leipzig, bei F. C. Vogel, 1888.

39. Remak, R.: Über den Bau des Herzens. J. Müllers Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Mediz., Jahrgang 1850, Heft II.

40. Schaffer, J.: Beiträge zur Histologie und Histogenese der quergestreiften Muskelfasern des Menschen und einiger Wirbeltiere. Sitzungsber. der mathem.-naturw. Kl. d. Kaiserl. Akad. der Wissensch., Wien, Jahrgang 1893, Bd. 102, Abteil. III.

41. Schweigger-Seidel, F.: Das Herz, in S. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere. Leipzig (Verlag von Wilhelm Engelmann), 1871.

42. Searle, B.: Fibres of the heart in Cyclopaedia of Anatomy. II.

43. Skwarzow: Zur Histologie des Herzens und seiner Hüllen. Pflügers Arch., Bd. 8.

44. Solger, B.: Über Kernreihen im Myocard. Mitteil. d. naturwiss. Vereins f. Neu-Vorpommern und Rügen. 23. Jahrgang, 1891.

45. Derselbe: Zur Kenntnis und Beurteilung der Kernreihen im Myocard. Anat. Anzeiger, Bd. 18, 1900, Nr. 4/5.

46. Spuler, B.: Bemerkung bei der Diskussion über einen von M. Heidenhain 1901 auf der 15. Versammlung der Anat. Gesellsch. zu Bonn gehaltenen, nicht im Druck erschienenen Vortrag (Revision der Lehre von der Struktur des menschlichen Herzens).

47. Stöhr, Ph.: Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie des Menschen. X. Aufl., 1903.

48. Szymonowicz, Wl.: Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie. 1901.

49. Wagener, G. R.: Über die quergestreiften Muskelfasern des Herzens. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften in Marburg. Jahrgang 1872.

50. Weismann, A.: Über die zwei Typen des kontraktilen Gewebes. Zeitschr. f. ration. Med., III. Reihe, Bd. XV, 1862.

51. Winkler, F. N.: Beiträge zur Kenntnis der Herzmuskulatur. Arch. f. Anat., Physiol. und wissenschaftl. Medizin (Reichert und Du Bois Reymond), Jahrgang 1865.

52. Winkler, F. N.: Scheiden und Teilung der primitiven Muskelbündel im Herzen. Arch. für Anatom., Physiol. und wissenschaftl. Medizin (Reichert und Du Bois Reymond), Jahrgang 1867.

P. S. Nach Abschluss dieser Mitteilungen ist eine zusammenfassende Arbeit von J. Renaut und J. Mollard, Le Myocarde in der Revue général d'histologie, Tome I, Fascic. 2, 1905 erschienen, welche eine noch vollständigere Literaturzusammenstellung enthält. Die Autoren stehen, was die Zellenfrage anbelangt, auf Seite M. Heidenhains.

2. Besteht die Herzmuskulatur der Säugetiere aus allseits scharf begrenzten Zellen oder nicht?

Von

Marie Werner aus Uman.

Hierzu 53 Textfiguren.

Nachdem Fräulein v. Palczewska den Nachweis erbracht hat, dass bei dem Menschen sowohl in den Vorhöfen wie Ventrikeln des Herzens die Muskulatur aus allseits scharf begrenzten Zellen besteht, entgegen der neueren, hauptsächlich von M. Heidenhain vertretenen Anschauung, erschien es uns wünschenswert, auch bei anderen Säugern die gleichen Untersuchungen anzustellen. Diese Arbeit soll also eine Ergänzung resp. Erweiterung der v. Palczewskaschen sein. Da in dieser Arbeit die Literatur eingehend berücksichtigt worden ist, so werden wir auf dieselbe hier nicht weiter eingehen und sofort unsere eigenen Beobachtungen mitteilen.

Wir haben die Herzen von folgenden Säugern untersucht:

1. Schwein: beide Ventrikel und beide Vorhöfe.
2. Rind: beide Ventrikel und beide Vorhöfe.
3. Schaf: einen Ventrikel.
4. Kaninchen: einen Ventrikel.
5. Weisse Ratte: linken Ventrikel und einen der beiden Vorhöfe.
6. Katze: beide Ventrikel und einen Vorhof.
7. Igel: einen Ventrikel.

Alle Präparate wurden fixiert mit: Acid. nitr. 10,0, Alkoh. abs. 90,0, dann mit gewöhnlichem 94% Alkohol ausgewaschen, bis Lackmuspapier sich nicht mehr deutlich rötete. Versuche der Neutralisation der Säure mit ammoniakhaltigem Alkohol haben schlechte Färbbarkeit ergeben. Nach dem Auswaschen färbten wir mit sehr starker Hämalaunlösung durch (1 Gewichtsteil Grüblersches Hämalaun auf 5—10 Teile Wasser). Wir liessen die Stücke acht Tage im Farbstoff. Nach dem Auswaschen im destillierten Wasser wurde in gewöhnlicher Weise in Paraffin

eingebettet und Schnitte von 5—15 μ Dicke angefertigt. Da beim Schneiden, besonders bei kühler Temperatur, die Schnitte oft rissig wurden, bestrichen wir jedesmal vor dem Schneiden die Oberfläche des Blockes mit einer ganz dünnen Celloidinlösung und liessen diese vollständig trocken werden. Dadurch wurde die Schnittverkürzung und das Rissigwerden vollständig vermieden. Anfangs klebten wir die Schnitte, um sie möglichst eben zu bekommen, mit Wasser auf, unterliessen aber dies, als wir merkten, dass durch das, wenn auch geringe Quantum erwärmten Wassers, Farbstoff ausgezogen wurde. Wir erhielten dann die Schnitte genügend eben, indem wir den Objektträger mit einer minimalen Menge von Rizinusöl-Collodium gleichmässig einrieben und den Schnitt vorsichtig, aber fest aufdrückten und dann das Paraffin mit Xylol lösten. Am klarsten erschienen die Zellgrenzen bei der Untersuchung mit der apochromatischen Ölimmersion 2 mm (Seibert). Die beigefügten Textfiguren wurden mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates von Herrn Professor Dr. Zimmermann genau nach dem Mikroskop skizziert und von Frau Milutin sorgfältig fertiggestellt. Die Kernstrukturen sind etwas schematisch gehalten, auch die Fibrillenzeichnung, während alle Zellgrenzen, Krausesche Grundmembranen, Kernform und Lage genau mit den Präparaten übereinstimmen.

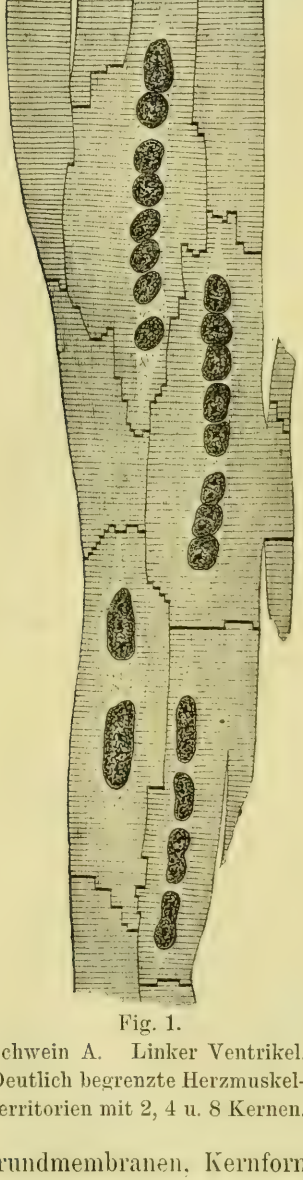


Fig. 1.
Schwein A. Linker Ventrikel. Deutlich begrenzte Herzmuskelterritorien mit 2, 4 u. 8 Kernen.

1. Schwein.

Wir haben von diesem Tier beide Ventrikel und beide Vorhöfe untersucht, und zwar den linken Ventrikel von zwei Tieren, alles übrige nur von einem. Da sich herausgestellt hat, dass erhebliche individuelle Schwankungen bestehen, so geben wir die Befunde an beiden Individuen hier wieder.

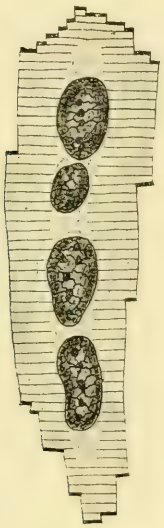


Fig. 2.
Schwein A. Linker Ventrikel. Scharf begrenztes Herzmuskelterritorium mit 4 Kernen.

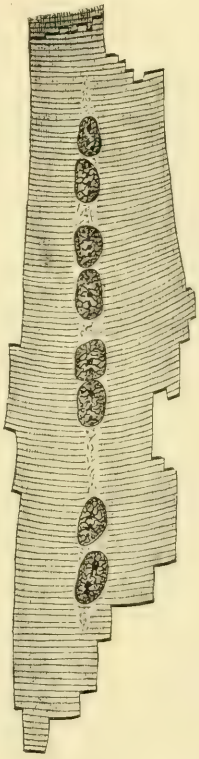


Fig. 3.
Schwein A. Linker Ventrikel. Scharf begrenztes Herzmuskelterritorium mit 8 Kernen.

a) Linker Ventrikel.

Fall A. Wie schon Solger berichtet hat, zeigt die Herzmuskulatur des Schweines eine Eigentümlichkeit, welche bis jetzt bei keiner anderen Tierart in gleicher Ausbildung gefunden worden ist: das ist die Tendenz, lange Kernreihen zu bilden. Bevor wir jedoch auf diesen Punkt eingehen, wollen wir hervorheben, dass beim Schwein, wie beim Menschen, entgegen den Angaben von

M. Heidenhain u. a., an der Muskulatur bestimmte Territorien[1]) sich allseits abgrenzen lassen, deren Längsgrenzen gegen die Nachbarterritorien hin durch die im Schnitt als scharf gezeichnete Linien hervortretenden Membranen (Grenzmembranen), deren Quergrenzen durch typische „Schaltstücke" gebildet werden.

Dass die Konturen recht kompliziert sein können, zeigen die Fig. 1—3. Wir sehen hier, dass, besonders an den Enden der Muskelterritorien, ganz gewöhnlich Treppen mit bald niedrigen und schmalen, bald hohen und breiten Stufen gebildet werden. Bald sind es ganz regelmässige Treppen, bald handelt es sich um eine querverlaufende Zickzacklinie, sodass die Muskelterritorien hier mit mehr oder weniger kurzen und schmalen Zähnen ineinander greifen. Die Treppen können mit langen Stufen auf die Seitenflächen übergreifen. An diesen besitzen die Territorien häufig kurze, aber mehr oder weniger breite und an den Schmalseiten oft wieder mit kleinen Schaltstücktreppen versehene Vorragungen, mit welchen sie in entsprechende Vertiefungen der Nachbarterritorien eingreifen. Infolge dieser Einrichtung werden häufig oberflächliche Fibrillenzüge eines Muskelterritoriums zuweilen an mehreren Stellen unterbrochen und der Defekt unter Anwendung von Schaltstücken als Bindemittel durch Fibrillenzüge von Nachbarterritorien ergänzt.

Was wir eben angegeben haben, findet sich an solchen Stellen, wo die Muskulatur mehr lamellenartig angeordnet ist. Dieselbe kann jedoch auch feine Bälkchen, oft nur von der Dicke eines Muskelterritoriums, bilden. Man kann sich jedoch in dieser Beziehung leicht täuschen. So hängt z. B. das in Fig. 4 abgebildete Muskelterritorium im Schnitt seitlich mit keinem Nachbarterritorium zusammen und trotzdem könnte es in einer senkrecht auf der Präparatfläche stehenden Ebene mit anderen in Zusammenhang gestanden haben; mit anderen Worten, es kann sich hier ebenfalls um eine Muskellamelle handeln, welche senkrecht zur Oberfläche, aber parallel mit dem Fibrillenverlauf resp. mit der Achse des Territoriums geschnitten worden ist. Der Nachweis, ob wirkliche Bälkchen aus einem Muskelterritorium

[1]) Wir ziehen es vor, für die Elemente der Herzmuskulatur vorläufig den allgemeinen Ausdruck „Muskelterritorien" zu gebrauchen; wir werden dann am Schluss der Arbeit die Frage zu erörtern haben, ob diese fraglichen Gebilde als Fasern, Syncytien oder Zellen zu bezeichnen sind.

Fig. 4.

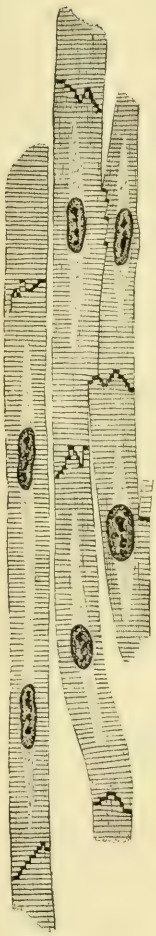


Fig. 5.

Fig. 6.

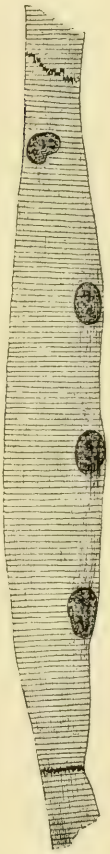


Fig. 7.

Fig. 4. Schwein A. Linker Ventrikel. Scharf begrenztes Herzmuskelterritorium mit 16 Kernen.

Fig. 5. Schwein B. Linker Vorhof. Scharf begrenzte Muskelterritorien mit 1 und 2 Kernen.

Fig. 6. Schwein B. Linker Vorhof. Scharf begrenztes Muskelterritorium mit 4 Kernen.

Fig. 7. Schwein B. Rechter Vorhof. Scharf begrenztes Muskelterritorium mit 4 Kernen, von denen drei unmittelbar unter dem Sarcolemma liegen.

vorhanden sind oder nicht, lässt sich mit Sicherheit nur an Querschnitten führen.

Was nun die Kerne anbelangt, so ist zunächst zu betonen, dass in jedem Territorium mindestens zwei, meistens aber mehr vorhanden sind. Durch Untersuchung von zahlreichen Muskelterritorien sind wir zu der Überzeugung gekommen, dass die Vermehrung der Kerne gewöhnlich nicht auf einem unregelmässigen Kernzerfall beruht, sondern dass die Teilung, von der Einzahl ausgehend, in der Weise regelmässig fortschreitet, dass annähernd zu gleicher Zeit sich jeder Kern in zwei ziemlich gleich grosse Stücke teilt, so dass, abgesehen von der Einzahl, welche wir im vorliegenden Fall nicht mehr gefunden haben, die Zahl der Kerne in der Regel eine Potenz von zwei bildet. So fanden wir Mukelterritorien mit 2, 4, 8, 16 und sogar ausnahmsweise mit 32 Kernen. Die bei diesem Individuum am meisten vorkommende Zahl ist die Zahl 8. Es ist jedoch klar, dass man die Zahl nur dann richtig bestimmen kann, wenn man absolut sicher ist, dass das ganze Muskelterritorium im Schnitt liegt. Dass die Kernvermehrung in der angegebenen Weise vor sich geht, glauben wir daraus schliessen zu dürfen, dass sowohl bei der Zwei- wie der Vierzahl oft sämtliche Kerne genau in der Mitte eingeschnürt sind und dass bei der Achtzahl die Kerne paarweise dicht zusammenliegen (Fig. 3).

Wir können also, wie aus unseren Untersuchungen hervorgeht, die Solgersche Angabe über das Vorhandensein von Kernreihen durchaus bestätigen.

Bei so ausserordentlicher Kernvermehrung kommen nicht selten Unregelmässigkeiten vor, indem entweder die Teilung einzelner Kerne unterbleibt, so dass atypische Zahlen entstehen, oder indem die Kernmassen in die Länge wachsen und sich vielfach einschnüren, ohne jedoch regelmässige Kernindividuen zu bilden.

Was die Lage der Kerne anbelangt, so finden sich dieselben regelmässig in einer einzigen, zusammenhängenden, langen, spindelförmigen Sarcoplasmaanhäufung, die mehr oder weniger in der Achse des Territoriums liegt, im Gegensatz zu den willkürlichen Muskelfasern, wo zuweilen zahlreiche Kernreihen, und zwar meist unter dem Sarcolemm, gefunden werden.

Fall B. Da wir die Verhältnisse des linken Ventrikels von Fall A eingehender beschrieben haben, so genügt es, wenn wir hauptsächlich die Unterschiede hervorheben.

Die Grenzen der Muskelterritorien treten auch hier scharf hervor. Eigentümlich ist, dass die Schaltstücke weniger scharf hervortreten: sie erscheinen wie etwas verwaschen. Bei genauerer Untersuchung erkennt man, dass die Schaltstäbchen etwas kürzer sind und dass sie abwechselnd bald nach der einen, bald nach der anderen Seite in der Fibrillenrichtung verschoben sind. Dies lässt sich auch an den schmalen Treppenstufen erkennen. Die Längsgrenzen werden durch Spalten oder durch Grenzmembrane, die mehr oder weniger durch Schaltstückstufen unterbrochen sind, gebildet. Auffallend ist die geringere Breite der Muskelterritorien bei erheblicherer Längenausdehnung. Wir fanden die letztere schwankend zwischen 146 μ und 226 μ, während die Breite zwischen 12 μ und 24 μ variiert. Häufig waren die längeren Muskelterritorien auch breiter, was jedoch nicht als absolute Regel gilt; so war z. B. ein Muskelterritorium 158 μ lang und 12 μ breit, dagegen ein anderes 146 μ lang und 20 μ breit.

Die Zahl der Kerne beträgt vier oder acht, wobei die letztere entschieden häufiger ist. Weniger als vier und mehr als acht haben wir an keiner Stelle finden können. In den vierkernigen Muskelterritorien waren die Kerne gewöhnlich etwas grösser als in den achtkernigen. Atypische Kernformen und Zahlen wurden nur ausnahmsweise gefunden. So z. B. sieben statt acht Kerne, wobei dann ein Kern etwas weiter von den übrigen entfernt lag und etwas grösser war. Augenscheinlich hat sich die Teilung desselben in zwei etwas verzögert: vielleicht wäre sie noch erfolgt, wenn das Tier weiter gelebt hätte. Unregelmässig geformte, vielfach eingeschnürte Kernmassen, wie bei dem anderen Fall, wurden hier nicht beobachtet. Die Kernverhältnisse waren im Fall B entschieden typischer. Die Lage der Kerne, sowie die Sarcoplasmaverhältnisse waren die gleichen.

b) **Rechter Ventrikel** (Fall B).

Auch hier sind die Muskelterritorien bestimmt und klar abgegrenzt. Die Formen derselben ähneln denen im linken Ventrikel vom Fall A. An den Schmalseiten finden wir bald auf

grosse Strecken hin glatt durchziehende Schaltstücke, bald sind komplizierte Treppen vorhanden, mit schmalen und niedrigen, oder breiten und hohen Stufen und allen möglichen Zwischenformen. Die Schaltstücke sind deutlicher und schärfer ausgeprägt als in den anderen drei Herzabschnitten, ähneln also mehr den für den Fall A abgebildeten. An den Seitenflächen können die Muskelterritorien auch hier zahnartig ineinander greifen, wie in Fig. 1 und 3. Meist werden die Territorien seitlich durch Spalten begrenzt, doch finden sich auch gelegentlich Grenzmembrane, besonders beim festeren Ineinandergreifen der Nachbarterritorien. In solchen Grenzmembranen traten bei dem Zusammentreffen der beiderseitigen Grundmembranen fadenartige Verdickungen („Verstärkungsleisten"), und beim Nichtzusammentreffen dieser Membranen flächenhafte, und zwar in Kantenansicht zickzackförmig verlaufende Verstärkungen, die sich so dunkel wie die Schaltstücke gefärbt hatten, hervor (vergl. Fig. 52c).

Im Vergleich mit dem linken Ventrikel schwanken die Maße der Muskelterritorien erheblich mehr, auch sind sie im allgemeinen kürzer. Die Längenmaße schwanken zwischen 56—162 μ und die Breitenmaße zwischen 9 μ und 34 μ. Irgendwelche typische Beziehungen zwischen Länge und Breite wurden nicht gefunden. Die Breitenzahl 18 μ kam z. B. sowohl bei einer Länge von 58 μ, als auch bei einer solchen von 162 μ vor, die Breitenzahl 28 μ bei einer Länge von 80 μ resp. 124 μ. Häufig waren die Muskelterritorien mit grösserer Kernzahl resp. grösseren Kernen bald in der Länge, bald in der Breite, bald in beiden Durchmessern grösser als Muskelterritorien mit weniger resp. mit kleineren Kernen, aber das ist durchaus nicht die Regel. So besass z. B. ein zweikerniges Muskelterritorium eine Grösse von 110 : 34 μ, dagegen ein achtkerniges eine solche von 111 : 28 μ[1]).

Die Zahl der Kerne zeigt im rechten Ventrikel erheblich mehr Schwankungen als im linken; nämlich 1—8, wobei diese beiden Extreme weniger häufig sind, vielmehr überwiegen zwei- und vierkernige Territorien. Die Kerngrösse schwankt ebenfalls sehr, indem im allgemeinen bei geringerer Kernzahl die Kerne

[1]) Die hier angegebenen Breitenmaße haben nur relativen Wert, da wir die Ausdehnung der Territorien mehr oder weniger senkrecht zur Präparatebene nicht kennen; diese könnte bei schmalen Territorien grösser, bei breiteren dagegen geringer sein.

grösser zu sein pflegen; so war z. B. in einem Muskelterritorium ein einziger Kern von 22 μ Länge und 10 μ Breite. Atypische Kernverhältnisse sind viel häufiger als im linken Ventrikel des gleichen Falles, wie z. B. drei Kerne, wobei ein Kern grösser, also in der Teilung zurückgeblieben war; auch kommen längliche Massen mit Einschnürungen neben bestimmt ausgeprägten Kernindividuen in demselben Muskelterritorium vor.

Die Lage der Kerne zeigt auch manche Varianten. Zwar liegen die Kerne meist axial, doch finden wir oft seitliche Verschiebungen. Oft lagen die Kerne unmittelbar unter dem Sarcolemm, wobei dieses mehr oder weniger abgehoben wurde.

Das axial gelegene Sarcoplasma ist ziemlich reichlich vorhanden und enthält gewöhnlich sämtliche Kerne, wenn diese in einer Längsreihe liegen. Bei oberflächlicher Kernlage können diese auch von reichlicher Sarcoplasmaanhäufung umgeben sein.

Das Oberflächensarcolemm tritt sehr oft deutlich hervor und ist, falls es nicht durch Kerne abgehoben ist, regelmässig mit den Grundmembranen resp. den Schaltstücken verbunden.

c) Linker Vorhof (Fall B).

Auch hier lassen sich bestimmte Muskelterritorien scharf abgrenzen. Die Schaltstücke sind viel unscheinbarer als in den Ventrikeln. Sie bilden an den Enden der Muskelterritorien mit den kurzen, die einzelnen äusserst schmalen Stufen verbindenden Grenzmembranen eine unregelmässige Zickzacklinie. Auch an den Längsseiten können vereinzelte Schaltstückstufen, von gewöhnlich sehr geringer Breite, vorhanden sein (Fig. 5 und 6), ohne dass dadurch die regelmässige Stabform der Territorien wesentlich beeinflusst wird. Abgesehen von diesen unbedeutenden Treppenstufen sind die Muskelterritorien seitlich meist durch ausgedehnte Spalten voneinander getrennt. Doch können gelegentlich Grenzmembrane auf eine längere Strecke hin verfolgt werden; irgendwelche besonderen Einrichtungen an denselben wurden nicht beobachtet. Die Muskelterritorien sind schmal und lang und meistens überall gleich breit. Die Länge ist sehr variabel, und zwar schwankend zwischen 70—206 μ, wobei die Kernzahl eine Rolle spielt, aber nicht ausschlaggebend für die Länge ist, da einkernige Muskelterritorien schwankend zwischen 70—88 μ, zweikernige zwischen 70—106 μ, vierkernige zwischen 120—146 μ

gefunden wurden. Die gemessenen Muskelterritorien scheinen so ziemlich im gleichen Kontraktionszustande sich befunden zu haben. Die Breite der Territorien schwankt zwischen 7—17 μ. Hierbei schwanken die einkernigen zwischen 9—11 μ, die zweikernigen zwischen 7—16 μ, die vierkernigen zwischen 12—17 μ. Am meisten variieren also die zweikernigen; im übrigen steigt das Maximum der Breite mit der Kernzahl. Die Breite ist von der Länge unabhängig. So wurde z. B. eine Breite von 9 μ bei einer Länge von 88 μ und bei einer solchen von 106 μ gefunden; ferner zwei Muskelterritorien mit der Länge von 146 μ, von denen das eine 12 μ, das andere 17 μ breit war.

Die Zahl der Kerne beträgt weitaus in den meisten Fällen zwei; hie und da findet man auch einkernige, häufiger aber vierkernige. Als atypische Zahl findet man ausnahmsweise drei Kerne, wobei gewöhnlich zwei näher beieinander liegen; der dritte etwas grössere Kern kann dann mehr oder weniger eingeschnürt sein. Es handelt sich hier wohl um eine verzögerte Teilung des einen Kerns. Nur einmal wurde eine unregelmässige Kernmasse, wobei das Sarcoplasma grössere Vakuolen zeigte, gefunden. Es handelt sich hier wohl um eine cellularpathologische Bildung. Mehr als vier Kerne wurden überhaupt nicht beobachtet. Sind mehrere Kerne vorhanden, so liegen sie in der Regel in ein und derselben Sarcoplasmaanhäufung resp. in der Achse des Territoriums; ausnahmsweise kommen geringfügige Abweichungen hiervon vor (Fig. 6). Es soll hier noch bemerkt werden, dass in unmittelbarer Nähe der zickzackförmigen Schaltstückanordnung am Ende der Territorien die Querstreifung oft undeutlicher ist und das Territorium etwas heller erscheint als anderswo. Eine Beobachtung wie wir sie auch bei anderen Tieren gemacht haben, z. B. beim Rind.

d) Rechter Vorhof (Fall B).

Die Abgrenzung von Muskelterritorien ist (genau orientierte Schnitte vorausgesetzt) ebenfalls klar und deutlich. Da die Verhältnisse in manchen Punkten vom linken Vorhof abweichen, sollen etwas genauere Angaben gemacht werden. Zunächst soll konstatiert werden, dass die Muskelterritorien durchschnittlich in der Grösse unter sich weniger variieren, als im linken Vorhof, aber im allgemeinen grössere Dimensionen besitzen. Die Länge

schwankt zwischen 106—188 μ, die Breite zwischen 16 μ und 28 μ. Hier besass das längste Territorium den grössten Querdurchmesser und war vierkernig. Auch hier hing die Grösse nicht von der Zahl der Kerne ab, resp. umgekehrt; es wurde z. B. ein vierkerniges Territorium von 110 μ Länge und 16 μ Breite, nicht weit davon ein zweikerniges von 160 μ Länge und 20 μ Breite gefunden.

An den Breitseiten kommen viel breitere Stufen resp. Vorragungen zur Verbindung mit Nachbarterritorien vor; im übrigen werden die Territorien an den Breitseiten auch hier gewöhnlich durch ausgedehnte, äusserst schmale Spalten voneinander getrennt. In einigen wenigen Fällen wurden Verwachsungen resp. Grenzmembranbildungen beobachtet, welche mit Verstärkungsleisten da versehen waren, wo die Grundmembranen zusammentrafen. In vereinzelten Fällen sahen wir, wie bei dem rechten Ventrikel, auf eine grössere Zahl von Querstreifen hinaus, schwarzblau gefärbte, im Schnitt geschlängelte Verstärkungen der Grenzmembran. Die Schaltstücke sind, wie im linken Vorhof, in eine Zickzacklinie aufgelöst, mit dicht zusammengedrängten Teilstrichen, so dass das Ganze wie ein verwaschenes Band aussieht. Die kurzen, sehr schmalen Schaltstäbchen sind eben abwechselnd nach der einen und nach der anderen Seite verschoben und dann durch steile schräge Linien miteinander verbunden.

Von der Zahl der Kerne ist anzugeben, dass in keinem Falle einer allein gefunden wurde, vielmehr promiscue zwei und vier. Häufiger, als im linken Vorhof, waren abnorme Verhältnisse, so z. B. drei Kerne, wobei einer grösser, eventuell auch mehr oder weniger eingeschnürt war. Einmal waren sechs Kerne vorhanden; da das eine Ende des Muskelterritoriums nicht im Schnitt lag, kann dasselbe noch mehr Kerne enthalten haben. Übergrosse Kerne, sowie unregelmässig eingeschnürte oder gelappte, wurden hier und da beobachtet. Wenn auch die meisten Kerne in der Achse der Territorien liegen, so kommen doch in der Lagerung öfter Unregelmässigkeiten vor. So kann ein Kern näher der einen Seite des Territoriums, ein anderer näher der entgegengesetzten liegen. Häufig liegen die Kerne unmittelbar unter dem Sarcolemm, wie die drei in dem in Fig. 7 abgebildeten Muskelterritorium.

Das Sarcoplasma ist in der Regel spärlich.

2. Rind.

a) Linker Ventrikel.

Die Abgrenzung der Muskelterritorien ist sehr deutlich. Dieselben sind verhältnismässig sehr schmal. Die Formen der Muskelterritorien sind im allgemeinen sehr einfach. Die Schaltstücke treten scharf und bestimmt hervor und gehen bald glatt über die ganze Schmalseite des Muskelterritoriums hinweg, bald bilden sie meist nur einfache Treppen mit wenigen Stufen, die durch Grenzmembranen miteinander verbunden sind. Komplikationen kommen in der Weise zustande, dass an den langen Seitenflächen oft weit voneinander entfernte kleine Treppenstufen vorhanden sind, welche, wie Fig. 8 zeigt, so angeordnet sein können, dass der grösste Durchmesser des Territoriums einen mehr oder weniger spitzen Winkel mit dem Fibrillenverlauf bildet. Zuweilen greifen plumpe, kurze seitliche Fortsätze zwischen die Schmalseiten der Nachbarterritorien ein, sie mehr oder weniger vollständig voneinander trennend (Fig. 8 a). Bis auf Spalten, durch welche Blutkapillaren. Bindegewebsbündel etc. durchgehen, sind die Territorien seitlich innig miteinander verwachsen, sodass ausgedehnte Grenzmembrane zu beobachten sind, die, wie gewöhnlich, gerade oder im Schnitt geschlängelt verlaufen, je nachdem die Grundmembranen der Nachbarterritorien genau zusammenpassen oder nicht. Grenzmembranen und Oberflächensarcolemm treten besonders dann scharf hervor, wenn die Fibrillenmassen durch Schrumpfung sich zusammengedrängt haben und so ein mehr oder weniger breiter Zwischenraum zwischen ihnen und dem Sarcolemm resp. Grenzmembran entstanden ist. Immer sieht man dann die Grundmembranen diesen Raum durchsetzen und sich mit dem Sarcolemm verbinden.

Vielfach finden wir fadenförmige Verdickungen nicht nur der Grenzmembranen, sondern auch des Oberflächensarcolemms; sie verlaufen meist längs, zuweilen jedoch schräg, können über die ganze Länge des Territoriums gehen, von Schaltstück zu Schaltstück; sie erscheinen so dunkel wie die Schaltstücke. Diese eigenartigen Sarcolemmverdickungen haben augenscheinlich nichts mit den Verstärkungsleisten der Grenzmembranen zu tun. Ob diese Bildungen eine besondere Bedeutung haben oder nicht, vermögen wir nicht zu sagen.

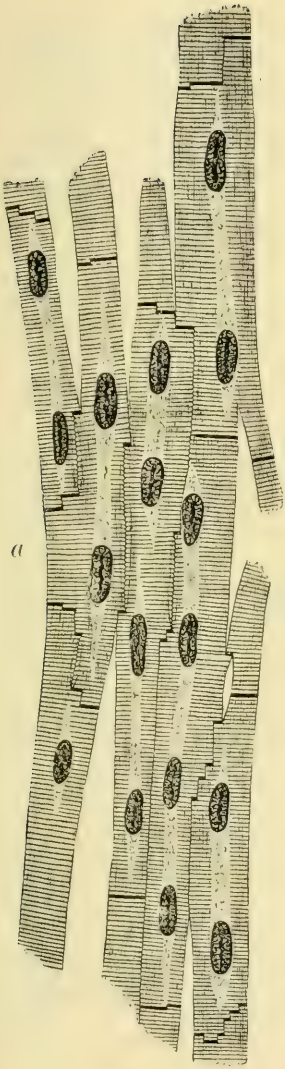


Fig. 8.

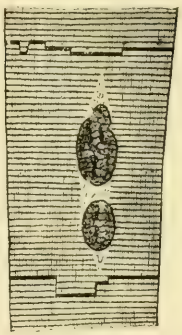


Fig. 9.

Fig. 10.

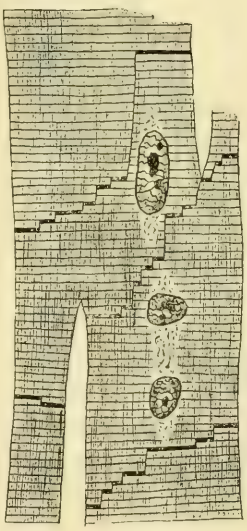


Fig. 11.

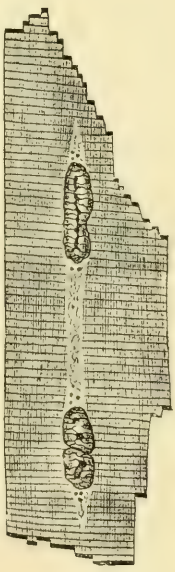


Fig. 12.

Fig. 8. Rind. Linker Ventrikel. Scharf begrenzte Muskelterritorien mit 2 und 4 Kernen.

Fig. 9. Rind. Rechter Ventrikel. Scharf begrenztes Muskelterritorium mit 2 Kernen.

Fig. 10. Rind. Rechter Ventrikel. Scharf begrenztes Muskelterritorium mit unregelmässiger, mehrfach eingekerbter Kernmasse.

Fig. 11. Rind. Rechter Ventrikel. Zwei unregelmässig gestaltete, scharf begrenzte Muskelterritorien mit 1 und 2 Kernen.

Fig. 12. Rind. Rechter Ventrikel. Scharf begrenztes Muskelterritorium mit 3 Kernen, die Durchtrennung des oberen ist unterblieben.

Die Länge der Territorien schwankt zwischen 50 μ und 122 μ; die Breite zwischen 8 μ und 21 μ, wobei jedoch nicht das längste Territorium die grösste Breite besitzen muss. Die Länge scheint von der Kernzahl abhängig zu sein. Die letztere beträgt in der Regel zwei oder vier, doch findet man gelegentlich auch nur einen Kern. Die Kerne brauchen nicht in einer Reihe zu liegen. Wenn auch in seltenen Fällen, kam es doch vor, dass in vierkernigen Muskelterritorien keine einzige, die Mitte zweier Kerne verbindende Linie mit den Fibrillen parallel verlief; gelegentlich, und zwar besonders da, wo der grösste Durchmesser des Territoriums mit der Fibrillenrichtung einen Winkel bildete, berührte einer der Kerne unmittelbar das Sarcolemma. Unregelmässige Kernbildung, d. h. das Weiterteilen eines oder des anderen der vier Kerne und das Zusammendrängen von Kernen oder das Ausbleiben der Teilung überhaupt, unter Bildung eines übermässig langen Kernes, haben wir nur ausnahmsweise beobachtet.

Das Sarcoplasma ist sehr verschieden reichlich vorhanden und kann als eine einheitliche Masse sämtliche Kerne enthalten, oder auch, wenn es besonders reichlich vorhanden ist, in einzelne, meist nur zwei spindelförmige Massen geteilt sein, welche die Kerne einzeln oder in Gruppen bergen. In Fällen, wo an den äussersten Enden des Territoriums dasselbe sich gabelt, kann das Sarcoplasma unmittelbar an das in dem Gabelwinkel sich ausspannende Sarcolemma heranreichen.

Hier wurden auch Übergänge zwischen Purkinjeschen Fasern und gewöhnlichen Herzmuskelfasern gefunden. Die Übergangsformen sind kürzer und überhaupt kleiner als an anderen Stellen; einkernige Territorien kommen hier häufiger vor, als an den übrigen Stellen des Ventrikels; zweikernige Muskelterritorien sind hier viel häufiger als vierkernige.

b) Rechter Ventrikel.

Als wir unmittelbar nach dem linken Ventrikel den rechten untersuchten, fiel uns sofort die erheblich grössere Breite der Muskelterritorien auf, nur muss dazu gleich bemerkt werden, dass wir nur einzelne Stücke und nicht die ganzen Ventrikel untersucht haben. Es könnte wohl möglich sein, dass an anderen Stellen des rechten Ventrikels die Verhältnisse mit denjenigen

im linken Ventrikel mehr übereinstimmen. Das gleiche wäre auch umgekehrt für den linken Ventrikel zu sagen.

Die Längsmaße schwanken zwischen 58—150 μ. Weit die meisten Muskelterritorien besitzen jedoch eine Länge, welche sich mehr der maximalen nähert. Die grösste häufig gemessene Breite beträgt 40 μ.

Was die Form der Muskelterritorien anbelangt, so tritt dieselbe an genügend dicken Schnitten (10—15 μ) und bei einer genauen Orientierung der Schnittrichtung scharf und klar hervor, infolge der verhältnismässig geringen Komplikation der Oberfläche. Die Muskelterritorien erscheinen in unserem Fall auch deshalb vielfach deutlicher, weil die Kontraktionszustände in den Nachbarterritorien oft erheblich differieren.

Die Quergrenzen werden von verhältnismässig dicken, scharf hervortretenden Schaltstücken gebildet, welche oft fast über die ganze Breite des Territoriums glatt hindurchgehen. Treppen werden zwar gewöhnlich gebildet, doch sind die Stufen meist breit, niedrig und wenig zahlreich (Fig. 9 und 10), so dass dann die Form der Muskelterritorien einem Rechteck sich mehr oder weniger nähert.

Zuweilen finden sich jedoch ausgedehnte Treppen, so in Fig. 11 und 12. Sind ausgedehnte Treppen mit zahlreichen Stufen vorhanden, so steigen sie meist nach der gleichen Seite zu auf, wodurch im allgemeinen schräge Grenzen entstehen können. Verlaufen an beiden Enden solche Grenzen im gleichen Sinne, so entstehen ganz verschobene Figuren und der grösste Durchmesser kann mit der Fibrillenrichtung einen Winkel bilden, der sich einem halben rechten mehr oder weniger nähert (Fig. 11). Solche extreme Fälle sind jedoch weniger häufig. Hat man nicht genau in der Fibrillenrichtung geschnitten, so sieht man häufig Treppen von der Fläche, wobei zahlreiche mehr oder weniger ausgedehnte Schaltstücke hintereinander liegen, oft nur durch eine Querstreifung voneinander getrennt. Hier und da finden sich plumpe Seitenfortsätze zur Angliederung an Nachbarterritorien (Fig. 13). Würde man das untere Territorium in Fig. 13 so drehen, dass die rechte Seitenfläche gegen die Oberfläche des Präparates gerichtet wäre und der Beschauer somit senkrecht auf sie blicken würde, dann würde man zwischen den die Enden der Territorien markierenden Schaltstücken noch vier weitere,

unter sich und von jenen annähernd gleich weit entfernte Schaltstücke finden, so dass statt des ganzen Muskelterritoriums fünf gleich grosse Teilstücke zu sehen wären, welche einem, wenn man die Untersuchung beginnt, wohl in Verwirrung setzen könnten, besonders wenn man dünne Schnitte untersucht und die Kerne

Fig. 13.

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 13. Rind. Rechter Ventrikel. Scharf begrenzte Muskelterritorien, das obere mit einem, das untere mit drei Kernen. Das letztere besitzt mehrere Fortsätze an der rechten Seite.

Fig. 14. Rind. Rechter Ventrikel. Scharf begrenztes Muskelterritorium mit 8 Kernen.

Fig. 15. Rind. Rechter Ventrikel. Scharf begrenztes Muskelterritorium mit vier paarig angeordneten Kernen.

in einem anderen Schnitt liegen. Die Tendenz, seitliche Fortsätze zwischen Nachbarterritorien einzuschieben, ist nur sehr gering vorhanden.

Die Muskelterritorien scheinen meist mehr in gewissen Ebenen zusammenzuhängen, also Lamellen von der Dicke eines

Muskelterritoriums zu bilden. Dies geht daraus hervor, dass besonders, wenn man parallel mit der Herzoberfläche schneidet, ausgedehnte Grenzmembranen, die in Kantenansicht teils geschlängelt, teils gerade verlaufen, auftreten, je nachdem die Querstreifung der Nachbarterritorien zusammenpasst oder nicht. Da unser Material etwas blass gefärbt war, konnten wir irgendwelche Besonderheiten an den Grenzmembranen nicht auffinden. Wir glauben annehmen zu dürfen, dass solche hier nicht vorhanden sind, da man von Verdickungen etc., trotz der geringeren Färbung, etwas sehen müsste.

An anderen Stellen wiederum war von Grenzmembranen nur in den Schaltstücktreppen, und zwar die Stufen miteinander verbindend, etwas zu bemerken, während im übrigen die Seitenflächen der Muskelterritorien durch mehr oder weniger ausgedehnte Spalten, in welchen ganz gewöhnlich Kapillaren zu finden waren, voneinander getrennt wurden. Wir vermuten, dass es sich um Schnitte senkrecht zu den Lamellen handelt. Immerhin wäre es aber möglich, dass innerhalb der Lamellen ein lockerer, mehr netzartiger Zusammenhang bestehen könnte.

Die Zahl der Kerne beträgt in der Regel 2 oder 4; auch einkernige Territorien kann man gelegentlich beobachten. Atypische Verhältnisse kommen ebenfalls vor; so findet man z. B. an einem Ende zwei kleinere Kerne, dicht zusammengelagert, am anderen nur einen, jedoch etwas längeren, bei welchem der Zerfall in zwei Stücke nicht eingetreten ist (Fig. 12), oder man findet in einem und demselben Muskelterritorium einzelne Kerne am einen Ende, eine dicht zusammengedrängte Kernreihe am anderen (Fig. 14), in welchen Fällen man bis zu acht Kernen zählen kann. Wieder in anderen, weniger häufigen Fällen, sieht man eine lange, mehr oder weniger deutlich eingekerbte Kernmasse (Fig. 10).

Gewöhnlich liegen die Kerne in ein und derselben Sarcoplasmaanhäufung bald nahe, bald weit auseinander. In Ausnahmefällen finden sich auch zwei spindelförmige Sarcoplasmaanhäufungen, welche durch Fibrillenzüge voneinander getrennt sind und je einen resp. zwei Kerne enthalten (Fig. 15). In dem unteren Territorium von Fig. 13 lagen die drei im Schnitt vorhandenen Kerne je in einer anderen Sarcoplasmamasse. Ob noch ein vierter Kern vorhanden war oder nicht, lässt sich nicht entscheiden,

da bei einer Schnittdicke von 10—15 μ und einer Breite des Territoriums von 30—40 μ ein und dasselbe Territorium, selbst bei sorgfältig orientierten Längsschnitten, sich durch drei bis fünf Schnitte erstrecken kann und die Kerne sich deshalb auf mehrere Schnitte verteilen können.

Über die Kernstruktur sei nur bemerkt, dass in der Mitte eine, und zwar bei einem rundlichen Kern eine rundliche, bei langgestrecktem Kern eine langgestreckte Chromatinanhäufung, welche ein oder mehrere etwas blässere Kernkörperchen enthält, vorhanden ist. Von dieser Chromatinanhäufung ziehen feine, unter sich mehr oder weniger verbundene Fädchen zur Kernmembran. Dieselben haben, besonders bei länglichen Kernen, oft so regelmässigen Abstand voneinander, dass der ganze Kern quergestreift erscheint, doch sind die Streifen gewöhnlich etwas weiter voneinander entfernt als die Krauseschen Membranen.

Die Purkinjeschen Fasern sind deutlich als Zellen charakterisiert, deren Grenzen überall, wo sie sich an Nachbarzellen anlegen, durch scharfe dunkle Linien abgegrenzt sind, und zwar an den Breitseiten ebenso scharf, wie an den Schmalseiten. In den im Schnitt als Linien erscheinenden Längsgrenzen (Grenzmembranen) bemerkt man, falls die Grundmembranen benachbarter Zellen genau zusammentreffen, zahlreiche feine Pünktchen, welche wie bei den gewöhnlichen Muskelterritorien als Querschnitte von Verstärkungsleisten der Grenzmembranen aufzufassen sind. Zickzacklinien, also wellige Krümmungen des Zwischensarcolemms, treten da auf, wo dieses Zusammenpassen nicht besteht. An den Schmalseiten sind die Zellgrenzen treppenartig abgestuft, ohne dass jedoch wirkliche Schaltstücke vorhanden wären. Diese treten erst dann hervor, wenn die Zellen dem typischen Muskelterritorium in morphologischer Beziehung näher stehen. Wir haben überhaupt die verschiedensten Übergangsformen zwischen den Purkinjeschen und gewöhnlichen Muskelterritorien und den Zusammenhang mit diesen beobachtet. Die Purkinjeschen Zellen, die mehr kurz und gedrungen erscheinen, besitzen nur eine oberflächliche dünne Lage quergestreifter Fibrillen. Gewöhnlich ist nur ein rundlicher Kern vorhanden, der sich dunkler färbt; gelegentlich finden sich zwei, drei oder auch vier Kerne, die sich meist unmittelbar berühren, ausnahmsweise aber auch weit auseinander liegen können. Die sich an die Purkinjeschen

Zellen anschliessenden Übergangsformen sind gewöhnlich erheblich kleiner, als die Muskelterritorien aus der Mitte der Muskelmasse. Meist finden sich in den Übergangsformen zwei, hier und da auch vier Kerne, oder zwei kleine und ein grösserer, wobei, der allgemeinen Zellgrösse entsprechend, die Kerne näher aneinander liegen und durchweg kleiner erscheinen, als bei einem typischen Muskelterritorium.

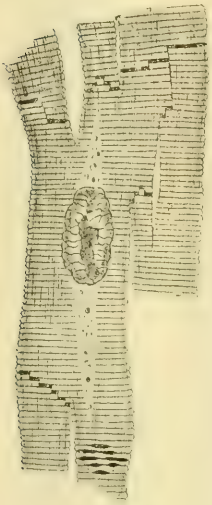


Fig. 17.

Fig. 16.

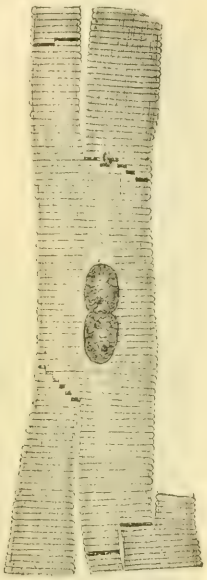


Fig. 18.

Fig. 16. Rind. Rechter Ventrikel. Kerne von Purkinjeschen Zellen.
Fig. 17. Rind. Rechter Vorhof. Scharf begrenztes Muskelterritorium mit einem grossen Kern und deutlichem Sarcolemma.
Fig. 18. Rechter Vorhof. Scharf begrenztes Muskelterritorium mit stark eingeschnürtem Kern und deutlichem Sarcolemma.

Auffallend ist, dass in den Kernen der Purkinjeschen Zellen die Kernkörperchen als grosse kugelrunde Gebilde immer in der Einzahl um so schärfer hervortreten, als sie von einem hellen Hof umgeben sind, der seinerseits wiederum durch eine dichtere Anhäufung von feinen Chromatinkörnchen abgegrenzt wird (Fig. 16). Wohl konnten wir auch in den Kernen der typischen Muskelterritorien des Herzens deutliche Kernkörperchen nachweisen, die wie jene bei den Purkinjeschen Zellen, trotz ihrer

Grösse, etwas blasser gefärbt erscheinen, als die Chromatinkörnchen, also in ihrer Hauptmasse nicht vom eigentlichen Chromatin gebildet werden, welche aber hier viel weniger scharf hervortreten, da sie weniger gross sind, oft aus mehreren Stückchen bestehen und nie von regelmässigen Zonen umgeben sind.

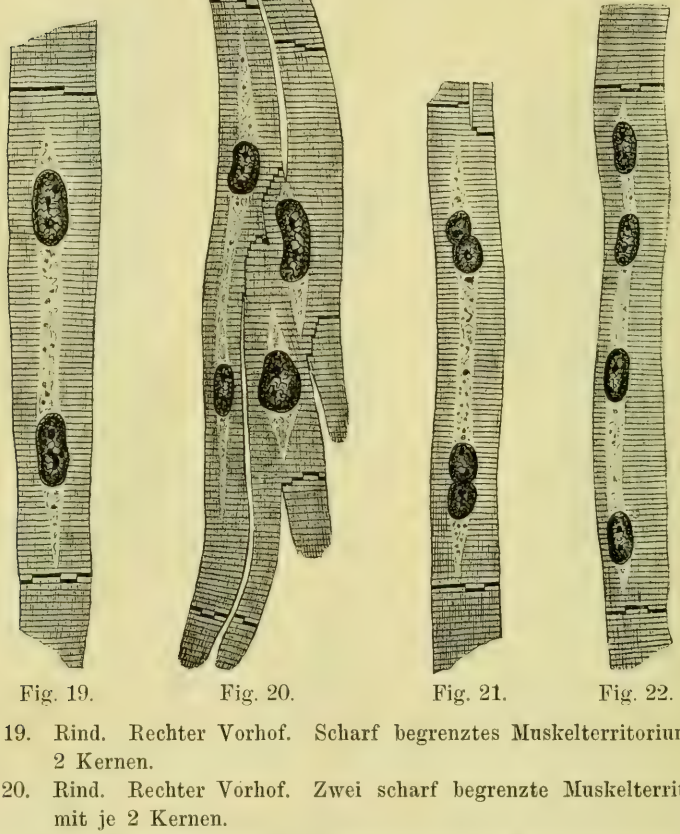


Fig. 19. Fig. 20. Fig. 21. Fig. 22.

Fig. 19. Rind. Rechter Vorhof. Scharf begrenztes Muskelterritorium mit 2 Kernen.

Fig. 20. Rind. Rechter Vorhof. Zwei scharf begrenzte Muskelterritorien mit je 2 Kernen.

Fig. 21. Rind. Rechter Vorhof. Scharf begrenztes Muskelterritorium mit zwei stark eingeschnürten Kernen.

Fig. 22. Rind. Rechter Vorhof. Scharf begrenztes Muskelterritorium mit 4 Kernen.

Über die Querstreifung der Purkinjeschen Zellen wollen wir uns nicht weiter aussprechen, da der Hauptvorzug unserer Salpetersäurepräparate gerade darin besteht, dass bis auf die

Fig. 23.

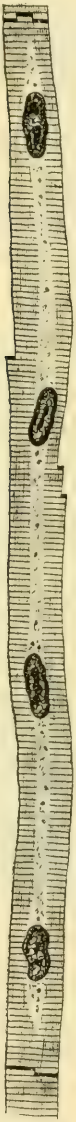


Fig. 24.

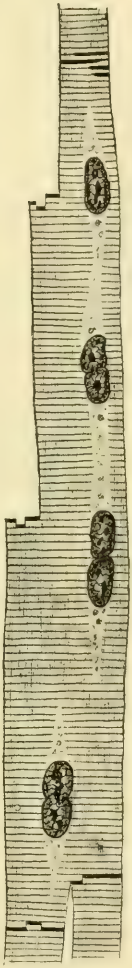


Fig. 25.

Fig. 23. Rind. Rechter Vorhof. Scharf begrenztes Muskelterritorium mit 4 Kernen.

Fig. 24. Rechter Vorhof. Sehr langes, scharf begrenztes Muskelterritorium mit 4 Kernen.

Fig. 25. Rind. Rechter Vorhof. Vierkerniges, scharf begrenztes Muskelterritorium; drei Kerne sind im Begriff sich zu teilen, der vierte zeigt noch keine Einschnürung.

Grundmembranen die Querstreifung ganz in den Hintergrund tritt und die Grenzen der Muskelterritorien um so deutlicher erscheinen.

c) Rechter und linker Vorhof.

Die Vorhofmuskelterritorien lassen sich sofort von denjenigen der Ventrikel unterscheiden, indem sie bei verhältnismässig geringerer Breite eine ausserordentliche Längsausdehnung erlangen können. So beobachteten wir z. B. ein solches von 224 μ Länge und 12 μ Breite; in einem anderen Fall dagegen eine Länge von 124 μ bei einer Breite von 26 μ. Hat man genaue Längsschnitte, so ist es leicht, die Muskelterritorien abzugrenzen, da seitliche flächenhafte Verwachsungen unter Bildung von Grenzmembranen nur ausnahmsweise beobachtet werden, da ferner die Endflächen sehr einfach gestaltet sind und die Schaltstücktreppen hier meist nur wenige dicht zusammenliegende Stufen bilden (Fig. 19, 21—28). Hat man nicht ganz genau längs geschnitten, weil etwa infolge geringer Spannung die Faserung etwas gekrümmt verlief, so kann es oft unmöglich sein, sich über die Längsausdehnung der Muskelterritorien zu orientieren. Es können ein-, zwei- und dreikernige Muskelterritorien vorgetäuscht werden, wo vierkernige und grössere vorliegen, oder man kann glauben, übermässig grosse und vielkernige Territorien oder gar ungegliederte Muskelmassen vor sich zu haben, während es sich in Wirklichkeit um kleinere, schräg geschnittene Territorien handelt, deren Enden so übereinander geschoben sind, dass die mit Schaltstücken versehenen Schmalseiten im Nachbarschnitt liegen. Oft bewahrt einem der Umstand vor Irrtümern, dass das gewöhnlich reichlich vorhandene Sarcoplasma die zusammengehörenden Kerne deutlich miteinander verbindet.

Wie schon angedeutet, ist die Form der Muskelterritorien gewöhnlich sehr einfach. Wenn dieselben auch in der Regel kettenartig miteinander verbunden sind, so hängen sie doch zuweilen auch seitlich durch ganz kurze, meist schmale Fortsätze unter Schaltstückbildung oder nur durch eine einfache Treppe von oft nur einer einzigen schmalen Stufe miteinander zusammen (Fig. 17, 18, 20, 23—25). Gelegentlich kommen auch schräge Territoriengrenzen unter Bildung ausgedehnter Schaltstücktreppen vor; so kann es kommen, dass der grösste Durchmesser des

Territoriums einen spitzen Winkel zur Fibrillenrichtung bildet, doch sind solche Fälle nicht häufig (Fig. 18 und 20).

Wie schon bemerkt, sind Grenzmembranen, soweit es sich nicht um Verbindungen von Treppenstufen handelt, hier selten. In einem Fall wurde ein zickzackförmiges Gebilde dieser Art

Fig. 27.

Fig. 26.

Fig. 28.

Fig. 26. Rind. Linker Vorhof. Zwei kleinere, scharf begrenzte Muskelterritorien mit 2 Kernen.

Fig. 27. Rind. Linker Vorhof. Scharf begrenztes Muskelterritorium mit 2 Kernen.

Fig. 28. Rind. Linker Vorhof. Scharf begrenztes Muskelterritorium mit 4 Kernen.

über mehrere Querstreifen hin erheblich dunkler gefärbt als an anderen Stellen, gesehen. Das Oberflächensarcolemm ist in günstigen Fällen in Gestalt einer, die Grundmembranen bogenförmig verbindenden Linie erkennbar; man sieht hierbei, dass die Grundmembran etwas über die Fibrillenfläche vorragt, um sich mit dem Sarcolemm zu verbinden. Auch mit den Schaltstücken hängt die Membran zusammen (Fig. 17 und 18).

Was die Kernzahl anbelangt, so ist die Zwei- und die Vierzahl die Regel, doch kommt auch ein, meist etwas grösserer Kern gelegentlich zur Beobachtung (Fig. 17). Wie die beigefügten Figuren 17—25 lehren, wurden die verschiedensten Übergangsformen zwischen einem und mehreren Kernen beobachtet. Die Kernteilung geht regelmässig in der Weise vor sich, dass der betreffende Kern sich in seinem Äquator so einschnürt, dass die Schnürrinne auf der Achse resp. auf der allgemeinen Fibrillenrichtung senkrecht steht (Fig. 18, 21 und 25). Schnürt sich der eine von zweien zu einem Territorium gehörigen Kernen ein, so tut dies in der Regel zu gleicher Zeit auch der andere. Es kann aber vorkommen, dass der eine Kern sich teilt, der andere jedoch dies unterlässt, so dass daraus ein dreikerniges Muskelterritorium mit zwei kleineren und einem grösseren Kern entsteht. Auch bei der Vierzahl kann die Teilung in Ausnahmefällen weiter gehen, wie Fig. 25 zeigt. Die Entwicklung einer mehr oder weniger langgestreckten, unregelmässig eingekerbten Kernmasse, statt der Ausbildung von zwei oder vier regulären Kernen, wurde in einzelnen wenigen Fällen beobachtet.

Die Kerne liegen in der Regel in ein und derselben Sarcoplasmamasse. Doch kommen auch gelegentlich Abweichungen davon vor (Fig. 20, 23 und 25).

3. Schaf.

Ventrikel.

In den untersuchten Präparaten liessen sich die Muskelterritorien auf das schönste abgrenzen, zumal dieselben seitlich teils durch deutliche, oft lange Spalten, teils durch Grenzmembrane begrenzt waren. Letzteres ist allerdings weniger häufig der Fall, indem Grenzmembranen sonst nur nahe beieinander liegende Schaltstücktreppenstufen miteinander verbinden. Es besteht danach die Gesamtmuskulatur aus einem Netzwerk, dessen

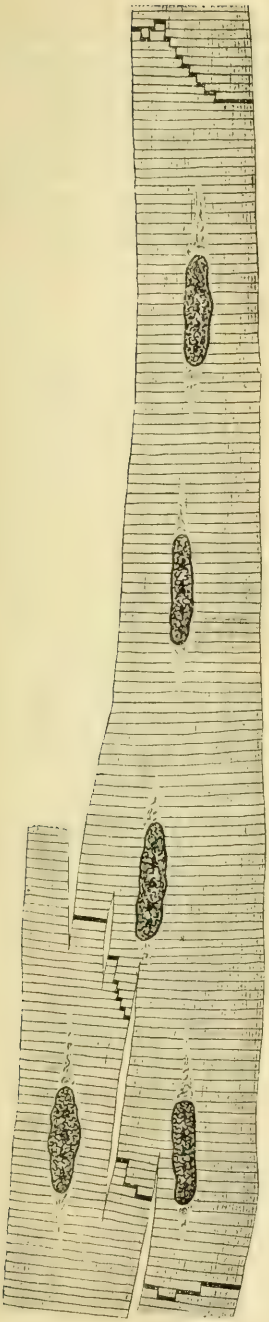


Fig. 30

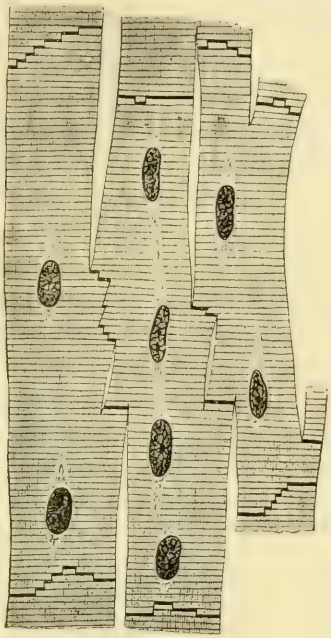


Fig. 31.

Fig. 29. Schaf. Ventrikel. Scharf begrenztes Muskelterritorium mit einem Kern.

Fig. 30. Schaf. Ventrikel. Sehr grosses, scharf begrenztes Muskelterritorium mit 4 Kernen.

Fig. 31. Schaf. Ventrikel. Drei scharf begrenzte Muskelterritorien mit 2 resp. 4 Kernen.

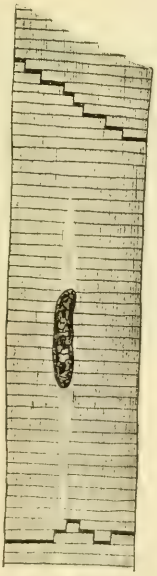


Fig. 29.

Bestandteile (Bälkchen) nur die Breite eines Muskelterritoriums, oder sogar weniger, besitzen, indem ein Territorium von einem Bälkchen in das andere übergehen kann (Fig. 32).

Die Grösse der Muskelterritorien variiert ausserordentlich: so fanden wir z. B. ein vierkerniges Territorium von 168 μ Länge und einer maximalen Breite von 22 μ, während dicht daneben ein einkerniges Territorium lag von 60 μ Länge und 18 μ Breite (Fig. 29 und 30). Während im allgemeinen die Formen der Muskelterritorien sehr einfach sind, finden sich doch, entsprechend der netzigen Struktur der gesamten Muskulatur, mehr oder weniger plumpe seitliche Fortsätze resp. Ecken, an welche sich solche von Nachbarterritorien unter Schaltstückbildung ansetzen (Fig. 30 und 31). Zuweilen kommen jedoch auf die Seitenflächen übergreifende, aus zahlreichen mehr oder weniger schmalen Stufen zusammengesetzte Treppen vor (Fig. 32).

Weniger häufig finden sich seitliche Fortsätze, die sich zwischen die Enden zweier Muskelterritorien hineinschieben und sie voneinander abdrängen, oder nur ganz kurze Vorragungen an den Seitenflächen, welche zwischen gleiche Bildungen von Nachbarterritorien eingreifen. Beides ist in Fig. 33 a zu erkennen. Es ist klar, dass, wenn diese Stelle anders geschnitten wäre, etwa senkrecht zu der Präparatebene, aber annähernd parallel zu den Fibrillen, und wenn die Schnitte so dünn wären, dass von den Kernen der ineinander eingreifenden Muskelterritorien nichts in dem betreffenden Schnitt enthalten wäre, man dann zahlreiche, mehr oder weniger kurze, von Schaltstücken begrenzte Protoplasmastücke erhalten würde, welche allerdings nicht ganze Muskelterritorien wären, wohl aber Teile von solchen. Wir haben neben die nach dem Präparat mit dem Zeichenapparat genau gezeichnete Fig. 33 a eine schematische gestellt, welche erörtern soll, wie die Stelle bei einer Drehung um 90° etwa aussehen würde (Fig. 33 b). Da ausgedehnte Treppen vorkommen, deren zahlreiche Stufen nur um die Breite einer Querstreifung voneinander entfernt sind, so ist es begreiflich, dass man Flächenansichten von solchen Treppen finden kann, bei welchen Schaltstücke in grosser Zahl hintereinander (Fig. 34 a u. b) liegen. Häufig ist das, die Quergrenze bildende, Schaltstücktreppensystem zu einer schräg durch das ganze Muskelbälkchen ziehenden gleichmässigen Zickzacklinie ausgezogen. Findet das

an beiden Enden des Muskelterritoriums in gleicher Weise statt, so kann das Territorium so verzerrt erscheinen, dass es mehr oder weniger Rautenform besitzt und der grösste Durchmesser schräg zur Fibrillenrichtung verläuft (Fig. 32). Zu den Schaltstücken möchten wir noch bemerken, dass die Dicke derselben in unseren Präparaten sehr variiert; die maximale Dicke entspricht der Entfernung zweier Grundmembranen eines kontrahierten Muskelterritoriums.

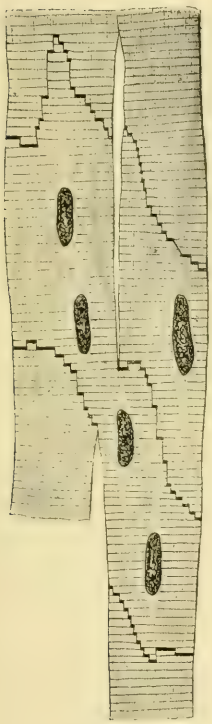
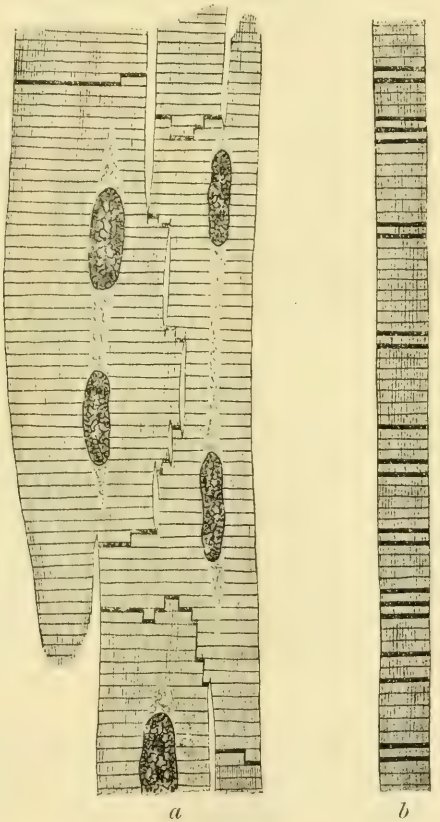


Fig. 32.



a *b*

Fig. 33.

Fig. 32. Schaf. Ventrikel. Zwei scharf begrenzte, etwas verzerrte Muskelterritorien mit einem resp. vier Kernen. Die Grenzen werden zum Teil durch sehr komplizierte Schaltstücktreppen gebildet.

Fig. 33. Schaf. Ventrikel. a) Scharf begrenztes Muskelterritorium mit zum Teil komplizierten Konturen; in der Grenzlinie zahlreiche Schaltstücke. b) So würde das Präparat bei einer Drehung um 90° und Einstellung auf die Schaltstücke aussehen.

Die Muskelterritorien besitzen ein, zwei oder vier Kerne. Sind mehrere Kerne vorhanden, so besitzen sie in der Regel untereinander die gleiche Grösse, welche jedoch in Nachbarterritorien sehr differieren kann. Die Kerne können in einer Reihe liegen, oder man sieht, dass dies nur paarweise geschieht. Es kann jedoch bei der Zwei- wie bei der Vierzahl der eine oder der andere der Kerne seitlich stark verschoben sein (Fig. 30—32). Dies ist wohl der Grund dafür, dass man gelegentlich in einem grösseren Muskelterritorium nur nahe an einem Ende einen Kern

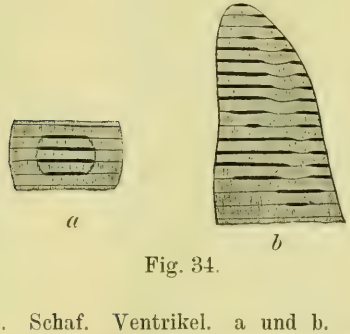


Fig. 34.

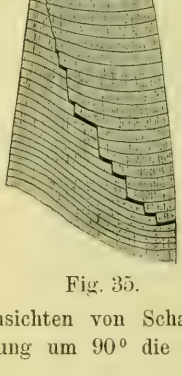


Fig. 35.

Fig. 34. Schaf. Ventrikel. a und b. Flächenansichten von Schaltstücktreppen. Fig. 32 würde bei einer Drehung um 90° die gleichen Bilder liefern.

Fig. 35. Schaf. Ventrikel. Eine im allgemeinen schräg verlaufende, zahlreiche Schaltstückstufen enthaltende Grenze zwischen zwei Muskelterritorien, welche sich in verschiedenen Kontraktionszuständen befinden. In dem unteren kontrahierten und deshalb verdickten Muskelterritorium sind die Querstreifen gezwungen, schräg zu verlaufen.

findet, während ein entsprechender am anderen Ende fehlt. Man muss in solchen Fällen wohl annehmen, dass der fehlende Kern in einem Nachbarschnitt liegt, was bei der Grösse der Muskelterritorien oft vorkommen muss. Das Gleiche gilt wohl für den Fall, wenn nur drei Kerne gefunden werden. Das Herantreten der Kerne an die freie Oberfläche des Muskelterritoriums wurde bisher nicht beobachtet.

Eine und dieselbe Sarcoplasmaanhäufung kann sämtliche zum Territorium gehörige Kerne enthalten (Fig. 33a). Es können aber auch mehrere, voneinander getrennte Massen vorhanden sein.

So liegen in dem mittleren Territorium von Fig. 31 drei Kerne in ein und derselben langgestreckten, der vierte Kern jedoch in einer zweiten kleinen Sarcoplasmamasse. In den beiden Nachbarterritorien liegt jeder Kern in einer besonderen spindelförmigen Sarcoplasmaanhäufung. In Fig. 30 und 32 sehen wir, dass sogar jeder der vier Kerne in einer besonderen Sarcoplasmaanhäufung liegt. In unseren Präparaten war das Sarcoplasma meist nur sehr spärlich vorhanden und enthielt ziemlich reichlich Pigmentkörnchen.

Sehr oft sieht man verschiedene Kontraktionszustände in Nachbarterritorien. Ist das der Fall bei solchen Muskelterritorien, bei denen die Grenze als langgezogene, gleichmässige, schräg durch das Bälkchen ziehende Treppe erscheint, so verlaufen auch die Querstreifen in dem kontrahierten Muskelterritorium mehr oder weniger schräg zu der Achse des Territoriums resp. der Fibrillenrichtung, wie dies bei einiger Überlegung nicht anders zu erwarten ist (Fig. 35).

4. Kaninchen.

Wir untersuchten von ihm nur Ventrikelmuskulatur. Die Längen- und Breitenausdehnung der Muskelterritorien variiert verhältnismässig wenig. Die meisten schwanken zwischen 86 bis 96 μ Länge, doch kommen gelegentlich grössere vor. So haben wir eins gemessen, das 113 μ lang war. Die Breite schwankt zwischen 25—33 μ. Kleinere Zahlen, die gelegentlich gefunden werden, deuten wohl auf Abplattung, so dass man bei anderer Schnittrichtung andere Breite erhalten hätte. An Querschnitten der Muskelterritorien kann man sich leicht von dieser Abplattung überzeugen. Die Territorien hängen gewöhnlich in einer Ebene inniger zusammen, bilden also Lamellen von der Dicke eines Muskelterritoriums, die vielfach unter sich verbunden sein können. Hat man parallel mit diesen Ebenen geschnitten, so kann man sich sehr leicht von der allseits deutlichen Abgrenzung von Muskelterritorien überzeugen, indem man durch mehrere Gesichtsfelder hindurch in jeder Richtung Muskelterritorium an Muskelterritorium sich anschliessen sieht. An den Enden resp. Schmalseiten der Territorien findet man in der Regel eine treppenförmige Abstufung, wobei die einzelnen Stufen verschieden breit und meist so hoch sind, als die Entfernung zwischen zwei Grund-

membranen beträgt. Diese Treppenbildung geht bald gleichmässig vor sich, so dass die Enden mehr schräg abgestutzt sind, bald steigt sie bis zu einem gewissen Punkt an, um dann wiederum zurückzutreten, oder steilere Stellen wechseln mit allmählich absteigenden ab. Auch an den Seitenflächen können häufig Treppen beobachtet werden, jedoch in der Regel mit sehr schmalen und hohen Stufen. Ganz gewöhnlich sind hier die Stufen in der Weise angeordnet, dass sie abwechselnd vor- und zurückgehen, so dass keine wirklichen Treppen, sondern in der Längsrichtung des Muskelterritoriums oft ziemlich ausgedehnte, über die Seitenflächen nur sehr mässig vorragende, rechtwinklige und geradlinige Höcker entstehen, welche mit eben solchen Vertiefungen abwechseln können; hierdurch besteht auch beim Kaninchen eine allerdings wenig eindringende seitliche Verzahnung an den Breitseiten, wodurch jedoch die scharfe Abgrenzung der Muskelterritorien nicht im geringsten gestört wird (Fig. 36).

Die Schaltstücke, welche wie gewöhnlich überall die Quergrenzen resp. die senkrecht zu den Fibrillen verlaufenden Stufenteile bilden, sind bei dem von uns untersuchten Individuum recht kräftig ausgebildet, besitzen etwa die halbe Höhe der Querstreifung und können an kontrahierten Territorien so hoch sein, wie diese. Die eigenartige Anordnung von Schaltstücken in Fig. 36 oben rechts (bei a) könnte Anfänger stutzig machen und in ihm Zweifel daran aufsteigen lassen, dass die Schaltstücke Teile von Grenzen der Muskelterritorien sein sollten. Diese Bilder, die wir häufig auch bei anderen Arten beobachtet haben, finden, wie schon früher erörtert, eine ungezwungene Erklärung in der Annahme, dass es sich um Flächenbilder von Treppen handelt. Bei den zahlreichen Schaltstücktreppen, wie man sie beim Kaninchen findet, wäre es ja sehr zu verwundern, wenn man nur Kantenansichten erhielte. Vielmehr muss man unbedingt auch gelegentlich sehr steile Treppen in Flächenansicht zu Gesicht bekommen, wobei man die Schaltstücke annähernd in Kantenansicht, die sie verbindenden Grenzmembrane dagegen in Flächenansicht zu Gesichte bekommt. Solche Flächenansichten von Treppen, wobei man annähernd senkrecht auf die Ebene blickt, in welche sich die gesamte Treppe im allgemeinen ausdehnt, muss man begreiflicherweise besonders dann zu Gesichte bekommen, wenn man senkrecht zu den Muskellamellen schneidet, aber die Muskel-

fibrillen unter spitzem Winkel trifft, während bei Schnitten parallel mit den Muskellamellen in der Regel typische Treppenbilder entstehen, wobei sowohl Schaltstücke wie Grenzmembranen

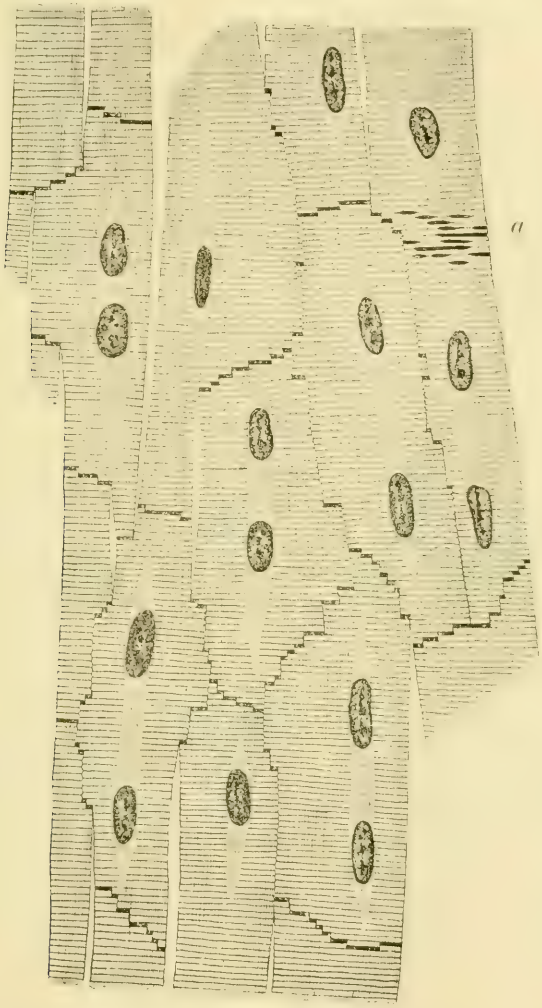


Fig. 36.
Kaninchen. Ventrikel. Mehrere scharf begrenzte Muskelterritorien mit je 2 Kernen; rechts oben bei a eine Schaltstücktreppe von der Fläche.

in Kantenansicht erscheinen. Dass das Treppenbild durch die ganze Dicke einer Lamelle durchaus nicht immer sich gleich bleibt, erkennt man, wenn man mit der Schraube arbeitet; man

sieht dann, dass einzelne Schaltstückstufen verschwinden und dafür andere in der Nähe auftreten; auch lehrt dies die erwähnte Flächenansicht in Fig. 36 bei a.

Die Längsgrenzen zwischen den zusammenstossenden Muskelterritorien werden gewöhnlich durch Grenzmembranen gebildet, welche in Kantenansicht, wie bei anderen Tieren regelmässig beobachtet, eine geschlängelte Linie bilden, falls die Grundmembranen der aneinanderstossenden Muskelterritorien nicht zusammenpassen, aber gerade verlaufen, wenn dies der Fall ist. Wenn auch diese Grenzmembranbildung die Regel ist, so kommen doch oft über ganze Längsseiten von Muskelterritorien gehende Spalten vor.

Die Zahl der Kerne beträgt ganz gewöhnlich zwei. Die Einzahl ist bei weitem nicht so häufig zu beobachten. Mehr als zwei wurden nicht gefunden. Die Kerne liegen in der Regel in einer einzigen langgestreckten spindelförmigen Sarcoplasmaanhäufung, die mehr oder weniger in der Mitte des Muskelterritoriums sich findet, aber mit den Enden bis nahe an das schmale Ende desselben heranreichen kann. Die Kerne sind so regelmässig gelagert, dass beide gleich weit von der Längsmitte entfernt sind. Findet man gelegentlich eine Abweichung hiervon, so muss man an die Möglichkeit denken, dass das Muskelterritorium nicht vollständig im Schnitt liegt, sondern sich noch weiter in einen Nachbarschnitt erstreckt. Nur ausnahmsweise liegen die Kerne in verschiedenen kleineren Sarcoplasmaanhäufungen unter seitlicher Verschiebung des einen, so dass die Verbindungslinie der Kernmitte mit der Fibrillenrichtung nicht parallel verläuft. Ein unmittelbares Berühren des Oberflächensarcolemms wurde nicht beobachtet.

Ein Oberflächensarcolemm war an geeigneten Stellen deutlich nachweisbar.

5. Weisse Ratte.

a) Linker Ventrikel.

Deutlich erkennbare Muskelterritorien von verhältnismässig einfacher Gestalt. Die Schaltstücke gehen häufig glatt durch die ganzen Bälkchen hindurch. Sind komplizierte Treppen vorhanden, so sind die Stufen so nahe beieinander, dass man ihre Zusammengehörigkeit und die durch sie bedingte vollständige

Trennung der Territorien meist leicht erkennen kann. Zuweilen sieht man seitlich an einem Muskelterritorium ein anderes mit einem mehr oder weniger ausgedehnten Schaltstück angegliedert, oder es schiebt sich ein kurzer seitlicher Forsatz zwischen die Schmalseiten zweier Nachbarterritorien ein, der sie meist unvollständig voneinander trennt. Auch können besonders breite Muskelterritorien am Ende mit mehreren schmäleren verwachsen sein, was besonders an Knotenpunkten eine begreifliche Erscheinung ist.

Die Muskelterritorien variieren in Länge und Breite erheblich. Und zwar fanden wir 40—112 μ für die Länge und 10—36 μ für die Breite. Es muss doch dabei bemerkt werden, dass die Breitenmaße unsicher sind, indem man ja bei Längsschnitten nicht sicher sein kann, wie weit senkrecht zur Schnittebene sich die Territorien ausdehnen.

Die Zahl der Kerne beträgt 1 oder 2. Im letzteren Fall liegen sehr häufig die beiden Kerne nicht in einer den Fibrillen parallelen Reihe, so dass der eine Kern näher dem einen, der andere näher dem anderen Seitenrande liegt. Liegen die Kerne in einer Reihe, dann können sie die verschiedensten Entfernungen voneinander haben, d. h. sie können unmittelbar aneinander gepresst liegen, oder auch weit auseinander gegen die Enden des Territoriums verschoben sein.

Wie auch bei anderen Arten schon angegeben, finden wir, wenn nur ein Kern vorhanden ist, diesen in der Mitte mehr oder weniger tief eingeschnürt als Übergang zur Zweikernigkeit.

Was die Kernstruktur anbetrifft, so gehen von einer axialen, mehr oder weniger gegliederten Chromatinmasse feinste Bälkchen zur Kernmembran; sehr häufig besassen sie unter sich ganz gleiche Abstände, so dass der Kern regelmässig quergestreift erschien, wobei jedoch die Querstreifung nicht genau mit der Muskelstreifung übereinstimmt, vielmehr lagen die Kernstreifen mehr auseinander. Untersuchte man Tangentialschnitte vom Kern, so sah man deutlich die Insertionspunkte der Fädchen an der Kernmembran. Dieselben waren zwar ziemlich gleich weit voneinander entfernt, bildeten jedoch nicht regelmässige Reihen oder doch nur ausnahmsweise, so dass die regelmässige Querstreifung auf zufällige Gruppierung von Fädchen zurückzuführen ist.

b) Vorhof.

Auch hier sind die Muskelterritorien erheblich schmäler als in den Ventrikeln. Wir finden also das bestätigt, was wir schon bei anderen Säugern gefunden haben. Die Muskelterritorien zeigen sehr wenig Tendenz zu Komplikationen ihrer Form. Verzweigungen und zwar mässige Gabelungen haben wir nur an Knotenpunkten des Balkenwerkes beobachtet. Die Schaltstücke sind erheblich dünner und einfacher gestaltet, als in den Ventrikeln, treten nicht in den Vordergrund und sind nur wenig dicker als die Grundmembranen. Da die Muskelterritorien sehr schmal sind und keine seitlichen Ausläufer oder Spaltungen an ihren Enden aufweisen, sind die Schaltstücke von geringer Ausdehnung. Da das Herz bei der Fixation nicht angefüllt, sondern nur in Flüssigkeit eingelegt wurde, war die Vorhofwand voll Falten, so dass wir nur ganz vereinzelte Muskelterritorien in ihrer vollen Ausdehnung fanden und messen konnten. Immerhin liess sich der bedeutende Unterschied in der Grösse von denjenigen der Ventrikel leicht erkennen. Die Länge schwankt zwischen 42—84 μ. Die Breite zwischen 6,5—13 μ. Die Muskelterritorien sind in der Mitte etwas breiter als an den äussersten Enden. Die Breitenmaße haben nur bedingten Wert, da, wie die Querschnittbilder lehren, die Territorien in der Regel abgeplattet sind und genau kreisförmige Querschnitte überhaupt nur selten vorkommen. Immerhin haben wir das angegebene Minimum der Breite von einem Querschnitt erhalten.

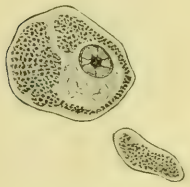


Fig. 37.

Ratte. Vorhof. Querschnitt zweier Muskelterritorien mit deutlichem Sarcolemma.

Was die seitlichen Beziehungen der Muskelterritorien zueinander betrifft, so konnten wegen der starken Faltung nur Schlüsse aus den Querschnitten gezogen werden. Hier zeigte sich, dass immer nur wenig Territorien seitlich verklebt waren und zwar bildeten die verwachsenen Querschnitte Reihen, woraus hervorgeht, dass auch in den Vorhöfen die Muskulatur in Lamellen oder Netzen von der Dicke eines Muskelterritoriums angeordnet ist.

Das Sarcoplasma ist reichlicher als in den Ventrikeln und stellt eine langgestreckte Spindel dar. Die Sarcoplasmaspindel kann zwar in der Mitte des Territoriums liegen, braucht es aber,

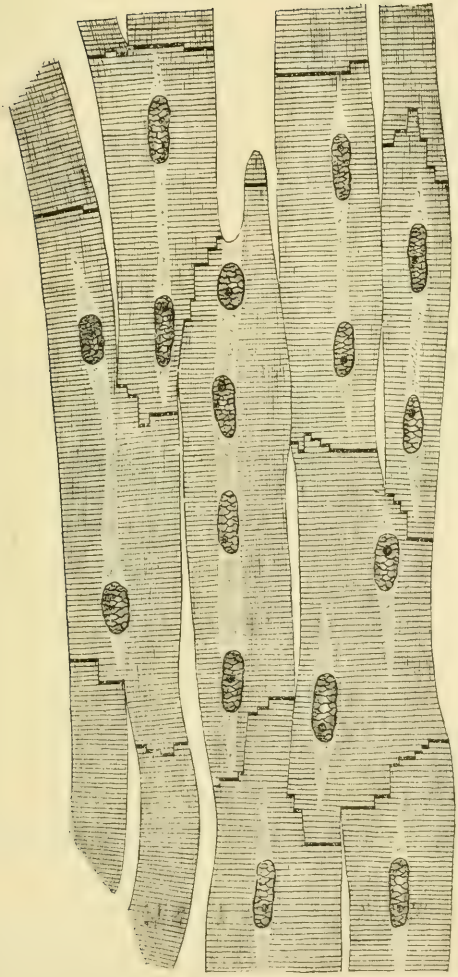


Fig. 38.

Fig. 39.

Fig. 38. Kater. Linker Ventrikel. Sechs scharf begrenzte Muskelterritorien mit 2 resp. 4 Kernen.

Fig. 39. Kater. Herzohr. Muskelbälkchen von fünf in einer Reihe liegenden einkernigen Muskelterritorien gebildet.

wie Fig. 37 zeigt, nicht zu sein. Es ist gewöhnlich nur ein Kern darin, der in der Mitte sowohl der Sarcoplasmaspindel, als auch des gesamten Muskelterritoriums liegt, d. h. in der Längsmitte; er kann jedoch in dem reichlichen Sarcoplasma stark nach der Seite verschoben sein. Der Kern kann hie und da in der Mitte eingeschnürt sein. Zwei Kerne sind zwar auch zu beobachten, aber nicht so häufig wie in den Ventrikeln.

Das Sarcolemma trat bei allen Muskelterritorien sehr deutlich hervor und bildete an Längsschnitten die Grundmembranen verbindende Bogen. Diese innigen Beziehungen zu den Grundmembranen liessen eine Zugehörigkeit zu den Muskelterritorien unzweifelhaft erscheinen.

6. Katze.

a) Linker Ventrikel.

Die Muskelterritorien sind gross und können bei Obj. 2 mm und Komp.-Ok. 8 (Seibert) etwas grösser sein als der Durchmesser des Gesichtsfeldes. Die Gestalt ist gewöhnlich sehr einfach (Fig. 38), doch kommt ein seitliches Eingreifen eines Muskelterritoriums in das andere vor. Ebenso können ganz langgestreckte, sehr schmale Treppen vorhanden sein. Dehnungserscheinungen an den Fibrillen zu beiden Seiten der Schaltstücke oder nur auf einer Seite sind ganz gewöhnliche Erscheinungen.

Die seitlichen Längsgrenzen (Grenzmembranen) treten besonders in den oberflächlichen Schichten der Blöcke sehr scharf und deutlich hervor. Oft liegen die Muskelterritorien in der Weise nebeneinander, dass die Enden einander nur dann überragen, wenn sie verschieden gross sind. Zuweilen sieht man an zwei miteinander verwachsenen Muskelterritorien die Grundmembranen an der Grenzmembran deutlich verdickt, gleichgültig, ob die Grundmembranen aufeinander treffen oder nicht.

Typische Kernzahl einer, zwei und, wenn auch weniger häufig, vier. Die Kerne zeigen gewöhnlich ein kugeliges, ziemlich grosses Kernkörperchen. Die Kerne liegen gewöhnlich in einer einzigen Sarcoplasmamasse. Fig. 38 zeigt jedoch, dass gelegentlich zwei voneinander getrennte Sarcoplasmaanhäufungen bestehen können. Reicht die Schmalseite eines Territoriums an einen Gewebsspalt heran, sodass hier wenigstens eine Strecke weit die Quergrenze durch das Sarcolemma und nicht durch ein Schaltstück gebildet

wird, dann reicht auch hier das Sarcoplasma bis zum Quer-Sarcolemm heran, wie in Fig. 38 an dem oberen Ende des vierkernigen Territoriums zu sehen ist. Niemals endigt hier eine Fibrille, sondern immer an einem Schaltstück. Die Kernzahl hängt nicht immer von der Grösse des Muskelterritoriums ab; so kann ein zweikerniges grösser sein als ein vierkerniges; die einkernigen sind allerdings die kleinsten.

b) Rechter Ventrikel.

Die Muskelverhältnisse sind denjenigen des linken Ventrikels sehr ähnlich. Es wäre nur zu bemerken, dass häufiger als dort die Kerne in der Nähe der Oberfläche des Territoriums liegen.

c) Vorhöfe.

In allen Vorhofspräparaten sind die Muskelterritorien sehr scharf abgegrenzt. Zuweilen finden sich verhältnismässig lange Bälkchen, welche aus einer einzigen Reihe einfach gestalteter Muskelterritorien gebildet werden (Fig. 39). In anderen Fällen sieht man lamellenartige Bildungen, in denen mehrere Territorien seitlich miteinander verbunden sind. Die Art der Verbindung der Territorien miteinander zeigt viele Varianten. Am einfachsten liegen die Verhältnisse, wenn Territorien nur kettenartig aneinander gereiht sind. Dann können die Quergrenzen oft nur durch ein einziges glatt durchgehendes Schaltstück markiert sein, oder dasselbe bildet einfach gestaltete Treppen mit bald wenigen, bald mehreren ganz niedrigen Stufen. Gelegentlich kommen jedoch steile Schaltstücktreppen vor, wie in Fig. 40 und 41. Diese Treppen können so angeordnet sein, dass, wie in den beiden genannten Figuren, die grössten Durchmesser der Territorien einen spitzen Winkel mit dem Fibrillenverlauf bilden und die Territorien verschobene Formen erhalten.

Weniger häufig kommt es vor, dass ein Muskelterritorium mit einer seitlichen Vorragung in eine entsprechende Vertiefung des Nachbarterritoriums eingreift. Fig. 41 zeigt einen solchen Fall. In Fig. 42 bilden wir einen Befund ab, wie wir einen solchen sonst nie beobachtet haben: ein kleines einkerniges Territorium steckt in einer seitlichen Vertiefung eines erheblich grösseren, ebenfalls einkernigen Muskelterritoriums. Der tiefer liegende Kern des letzteren schimmert als verschwommene Masse durch. Es ist nicht anzunehmen, dass hier nur ein kleiner Teil eines

grösseren Territoriums vorliegt, dessen Hauptteile in anderen Schnitten liegen, da es sich um ein Muskelbälkchen handelt, welches der Dicke nach vollständig im Schnitt lag. Eigenartige Verhältnisse zeigen die Grenzmembranen, wie wir sie bei keiner anderen Tierart gefunden haben. Während dort immer die Grenzmembranen parallel mit den Fibrillen und zwischen ihnen verlaufen, sehen wir in dem Vorhof der Katze häufig die

Fig. 40.

Fig. 42.

Fig. 41.

Fig. 40. Kater. Herzohr. Drei scharf begrenzte einkernige Muskelterritorien.

Fig. 41. Kater. Herzohr. Zwei scharf begrenzte Muskelterritorien mit einem resp. zwei Kernen.

Fig. 42. Kater. Herzohr. Zwei einkernige scharf begrenzte Muskelterritorien von sehr verschiedener Grösse, das eine steckt seitlich in dem anderen.

Grenzmembranen schräg zu dem Fibrillenverlauf hinziehen. Es ist klar, dass in solchen Fällen Fibrillen in ausgedehnter Weise an dieser Grenzmembran sich ansetzen müssen. Ist der Winkel, den die Fibrillen mit der Grenzmembran bilden, besonders spitz, so können Schaltstücke vollständig fehlen (Fig. 43); regelmässig sind diese Abschnitte der Grenzmembranen stark verdickt und bilden in Kantenansicht eine grobe Zickzacklinie; sie färben sich gerade so kräftig wie echte Schaltstücke, während

parallel mit den Fibrillen verlaufende Grenzmembranen in der Regel nicht verstärkt sind. Häufig sieht man die schräg verlaufenden verstärkten Grenzmembranen unmittelbar in steile Schaltstücktreppen übergehen (Fig. 44). Hier und da sieht man in ausgedehnten Grenzmembranen mehrere verdickte und etwas schräg ziehende Stellen. Fig. 45 zeigt ein gelegentlich beobachtetes eigenartiges Vorkommnis; man sieht ein Fibrillenbündel an eine

Fig. 43.

Fig. 44.

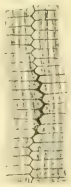


Fig. 45.

Fig. 46.

Fig. 43. Kater. Herzohr. Im Zickzack verlaufende schräge Zellgrenze, keine Schaltstücke enthaltend.

Fig. 44. Kater. Herzohr. Schräg verlaufende Grenze zwischen Muskelterritorien, grösstenteils von einer im Schnitt als dicke Zickzacklinie erscheinenden Membran ohne Schaltstücke gebildet.

Fig. 45. Kater. Herzohr. Verdickte Grenzmembran mit einseitigem Fibrillenansatz.

Fig. 46. Kater. Herzohr. Scharf hervortretendes Sarcolemm mit einem Schaltstück und den Grundmembranen verbunden, auch Beziehungen zur Mittelscheibe sind zu erkennen.

verstärkte Stelle der Grenzmembran sich ansetzen, aber nur auf einer Seite; in dem Nachbarterritorium ziehen die Fibrillen an dieser Stelle vorbei, ohne zu ihr in Beziehung zu treten.

Was das Sarcolemm betrifft, so tritt dasselbe sehr häufig in klarer Weise zutage. Wie wir in anderen Fällen immer beobachtet haben, sehen wir auch hier die Grundmembranen mit ihm im Zusammenhang, auch wenn es, wie in Fig. 46, etwas

weiter abgehoben ist. Dies gilt auch für die Schaltstücke. In der gleichen Figur erkennt man, dass auch die Mittelscheiben über die Fibrillen hinaus mit dem Sarcolemm zusammenhängen und eine leichte Einziehung desselben bewirken können. Dies haben wir bisher nur bei der Katze beobachtet.

Die Muskelterritorien besitzen einen bis zwei Kerne, doch ist die Einzahl weitaus häufiger und man kann oft auf grössere Strecken hin ausschliesslich einkernige Muskelterritorien beobachten.

Das Sarcoplasma ist sehr verschieden reichlich vorhanden und bildet, wie gewöhnlich, eine Spindel. Kern und Sarcoplasma liegen gewöhnlich in der Mitte des Muskelterritoriums.

7. Igel.

Ventrikel.

Die Muskulatur ist in Gestalt von Bälkchen oder mehr oder weniger in Lamellen angeordnet. In diesen lassen sich bestimmt und klar Muskelterritorien abgrenzen. Hierbei können die Bälkchen vielfach nur die Breite eines einzigen Territoriums besitzen (Fig. 47, 48, 49). Sind Territorien seitlich miteinander verbunden, so werden die Grenzen, wie gewöhnlich, durch oft ausgedehnte Grenzmembranen gebildet. Die die Quergrenzen bildenden typischen Schaltstücke heben sich fast schwarz gefärbt von dem blass gefärbten Grund sehr bestimmt hervor.

Die Grösse der Muskelterritorien ist sehr variabel. Häufig findet man streckenweise nur grosse Territorien, wie in Fig. 47 abgebildet, oder nur kleine, wie in Fig. 48 und 49; in anderen Fällen grosse und kleine durcheinander. Hierbei sind bei den gleichen Kontraktionszuständen die grossen Muskelterritorien schmal, die kurzen aber breit. So fanden wir das längste Muskelterritorium (120 μ) nur 17 μ breit, das kürzeste (26 μ) dagegen 26 μ breit. Die geringste Breite (10 μ) fanden wir bei einem Muskelterritorium von 100 μ Länge. Im grossen und ganzen sind die Formen derselben sehr einfach. Dies hindert jedoch nicht, dass die Grenzlinien (richtiger gesagt die Grenzebenen) an den Enden der Muskelterritorien, manchmal auch zwischen zwei nebeneinander liegenden Muskelterritorien, recht kompliziert sein können. So sehen wir, dass die Schaltstücke oft in zahlreiche Stufen aufgelöst sind, doch in der Art, dass das ganze Schaltstücksystem eine querverlaufende Zickzacklinie

darstellt, indem die einzelnen Stufen häufig nur eine Querstreifung voneinander entfernt sind. Die Stufen sind oft so schmal, dass sie einem einzigen Schaltstäbchen entsprechen.

Die Zickzacklinie kommt dadurch zustande, dass eine Schaltstückstufe nach der einen, die folgende nach der anderen Seite usw. herausgeschoben ist (Fig. 50). Arbeitet man dabei mit der Schraube, so wechselt fortwährend das Bild: die einen Schaltstücke verschwinden und sofort treten neue auf. Es lässt sich dies nur dadurch erklären, dass die Endflächen der Muskelterritorien mit zahlreichen, oft spitzen, kleinen Höckern und Grübchen reichlich versehen sind, von denen die Oberfläche der Nachbarterritorien den Abguss bildet. Häufig genug kommen jedoch auch langgezogene steile Treppen vor, wobei die einzelnen Stufen wiederum den sonderbaren Zickzack bilden können. Bei einigermassen kräftiger Färbung sind die Stufen, wenn sie noch so weit voneinander liegen, durch scharf hervortretende Längslinien miteinander verbunden, so dass eine bestimmte Abgrenzung von Muskelterritorien ausser allem Zweifel liegt. Da, wo Längsgrenzen zu erkennen sind und die Grundmembranen der Muskelterritorien aufeinander passen, sind, wie gewöhnlich, die im Querschnitt als feine Pünktchen erscheinenden Verstärkungsleisten gut wahrnehmbar (Fig. 51 unten und schematische Fig. 52 b). Zuweilen kann man eine Grenzmembran auf längere Strecke hin gut verfolgen, bis sie plötzlich aufhört. Beim genauen Zusehen erkennt man leicht die Ursache für das Aufhören: die Muskelterritorien sind dann durch einen Spalt voneinander getrennt (Fig. 52 b). Da, wo die Längsgrenzen deutlich hervortreten, d. h. wo der Farbstoff stärker eingewirkt hat, also an der Oberfläche der Blöcke, sieht man an Stellen, wo die Grundmembranen von nebeneinander

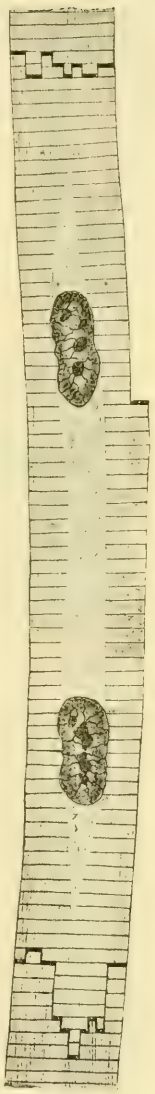


Fig. 47.

Igel. Ventrikel. Langgestrecktes scharf begrenztes Muskelterritorium mit 2 Kernen.

liegenden Muskelterritorien nicht genau aufeinander passen, das Zwischensarcolemm im Zickzack verlaufen (Fig. 51). In solchen Fällen kann es zuweilen verdickt und so dunkel gefärbt sein, dass es so kräftig und scharf hervortritt, wie die Schaltstücke (Fig. 52 c). Abgesehen von den feineren Abweichungen von den geraden Linien (Zickzack), können die Grenzlinien (Grenzmembran in Kantenansicht) zahlreiche Bajonett- und Doppelbajonettknickungen zeigen (Fig. 51). Jeder Querast dieser Knickungen wird dann durch ein echtes Schaltstück gebildet, wobei zuweilen die Schaltstücke nur um die Breite einer Quer-

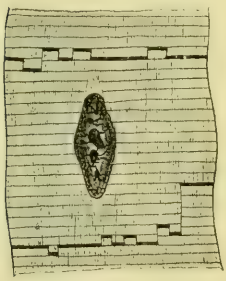


Fig. 48.

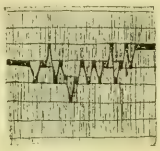


Fig. 50.

Fig. 49.

Fig. 48. Igel. Ventrikel. Breites und kurzes, scharf begrenztes Muskelterritorium mit einem Kern.

Fig. 49. Igel. Ventrikel. Scharf begrenztes kleines Muskelterritorium mit excentrisch gelegenem Kern; Sarcolemma durch den Kern abgehoben.

Fig. 50. Igel. Ventrikel. Im Zickzack verlaufende quere Grenze zwischen zwei Muskelterritorien mit zahlreichen minimalen Schaltstückchen. Die Territorien greifen mit spitzen Zacken ineinander.

streifung voneinander entfernt sein können. Es können also auch die Seitenflächen mit verhältnismässig wenig vorspringenden scharfeckigen Höckern und Leisten versehen sein, womit die Territorien auch hier ineinander greifen. Es ist leicht begreiflich, dass, wenn ein Muskelterritorium im Schnitt derartig getroffen ist, dass man annähernd senkrecht auf eine Seitenfläche blickt, diese Fläche mit schmäleren und breiteren Schaltstücken wie besät erscheinen kann (Fig. 53), Bilder, die M. Heidenhain sicher für seine Anschauung in Anspruch nehmen würde. Wenn man aber nur einmal seitliche Grenzen von Muskelterritorien, wie eine solche in Fig. 51 abgebildet ist, gesehen hat, so wird

man nicht mehr im Zweifel sein, wie derartige Befunde zu erklären sind. Allerdings sind kurze, von zwei Schaltstücken begrenzte Muskelstückchen keine Muskelterritorien resp. Zellen, sondern kleine Teile von solchen. In Ausnahmefällen kommen auch schräg verlaufende Längsgrenzen vor. Es handelt sich dann

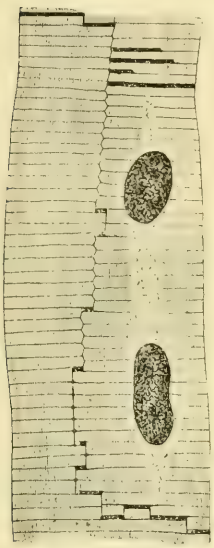


Fig. 51.

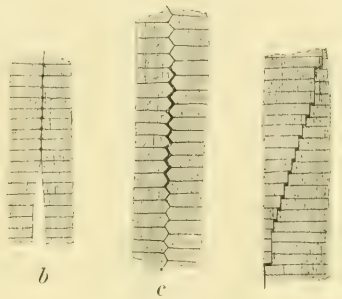


Fig. 52.

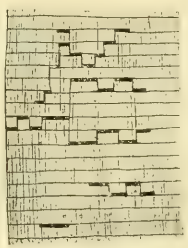


Fig. 53.

Fig. 51. Igel. Ventrikel. Scharf begrenztes Muskelterritorium mit 2 Kernen; Grenzmembran oben als geschlängelte Linie sichtbar, unten im geraden Verlauf mit im Querschnitt punktförmigen Verstärkungsleisten versehen. Im ersteren Fall passen die Grundmembranen der Nachbarterritorien nicht aufeinander, im zweiten Fall passen sie genau zusammen. Die Muskelterritorien sind seitlich ineinander verzahnt. Oben Schaltstücktreppe von der Fläche gesehen.

Fig. 52. Igel. Ventrikel. Schema der verschiedenen Formen, in welchen die Muskelterritorien seitlich zusammenhängen. a) Steile Treppe. b) Oben, wo die beiderseitigen Grundmembranen an der Grenzmembran zusammenstossen, finden sich in der letzteren im Querschnitt als schwarze Pünktchen erscheinende Verstärkungsleisten. Unten weichen die Muskelterritorien auseinander. c) Diffus verdickte Grenzmembran von der Kante gesehen; erscheint als geschlängelte Linie, da die beiderseitigen Grundmembranen nicht zusammenpassen.

Fig. 53. Igel. Ventrikel. Kompliziertes Treppensystem, mehr oder weniger von der Fläche gesehen.

um eine sehr steile Schaltstücktreppe, wobei auf grössere Strecken hin die äusserst schmalen Schaltstücke nur um eine Querstreifung voneinander entfernt sind (Fig. 52 a).

Die Kerne können sehr verschiedene Grösse besitzen in Länge und Breite. Oft sind sie in der Einzahl, dabei häufig eingeschnürt bis zur vollständigen Trennung. Die Zweizahl der Kerne ist jedoch durchaus die Regel. Hierbei können die Kerne die verschiedenste Entfernung voneinander haben. Bald liegen sie aneinander gepresst, als ob sie eben durch Einschnürung von einem Kern hervorgegangen wären, bald weit auseinander in der Nähe der Enden der Muskelterritorien, jedoch weitaus in den meisten Fällen so, dass die Längsmitte des Territoriums gleich weit von jedem entfernt liegt. Die Kerne scheinen immer in ein und derselben Sarcoplasmaanhäufung zu liegen, d. h. würde man ihre Mittelpunkte miteinander verbinden, so würde die Verbindungslinie parallel mit den Fibrillen verlaufen. Hier und da fanden wir einen Kern unmittelbar an der Oberfläche des Territoriums liegend, wobei gelegentlich sogar das Oberflächensarcolemma abgehoben war (Fig. 49).

Das Sarcoplasma ist meist sehr reichlich vorhanden und augenscheinlich dichter als bei den anderen untersuchten Säugern, indem es dieselbe Färbungsintensität angenommen hat, wie die Umgebung, und man es deshalb leicht übersieht.

Zusammenfassung.

Wenn wir unsere Mitteilungen über die Beschaffenheit der Herzmuskulatur bei einer Anzahl von Säugetieren überblicken, so glauben wir unser Hauptziel erreicht, d. h. nachgewiesen zu haben, dass die Herzmuskulatur, und zwar sowohl der Vorhöfe wie der Ventrikel aus allseits scharf begrenzten Muskelterritorien besteht. Wir haben absichtlich überall den Ausdruck „Muskelterritorien“ statt Zellen gebraucht, obschon zahlreiche Gebilde dieser Art nur einen einzigen Kern besitzen, für welche mit vollem Recht der Ausdruck „Zelle“ gebraucht werden könnte. Es frägt sich nun, welche Bezeichnung für die mehrkernigen Gebilde man wählen soll, d. h. sollen wir sie Zellen oder Syncytien nennen? Bekanntlich versteht man unter Syncytium eine mehr oder weniger ausgedehnte Protoplasmamasse, in welcher viele Kerne, deren Zahl irgend einer

Gesetzmässigkeit nicht unterworfen ist, vorhanden sind, wie z. B. das Syncytium der Chorionzotten oder das gesamte Kapillarendothel eines Leberläppchens oder die gesamte Herzmuskulatur, wenn M. Heidenhain recht hätte. Überblicken wir aber nun noch einmal sämtliche untersuchten Vorhöfe und Ventrikel mit Rücksicht auf die Zahl der Kerne in den Muskelterritorien, so finden wir, dass ganz bestimmte Zahlen vorkommen, und zwar ausser der Zahl 1 die Zahl 2 und Potenzen davon, also 4, 8, 16, sogar 32, durchaus typische Zahlen, wenn auch gelegentlich atypische Verhältnisse zu beobachten sind. So fanden wir meist nur einen Kern, gelegentlich auch zwei in den Vorhöfen von Katze und Ratte; 1 und 2 promiscue im linken Ventrikel der Ratte; 1 und 2, seltener auch 4 in den Ventrikeln der Katze; 1, 2 und 4 Kerne promiscue in den Ventrikeln vom Schaf; 1, 2 und 4, am häufigsten jedoch 2 im linken Vorhof des Schweines; 2 Kerne, seltener 1 Kern in den Ventrikeln vom Kaninchen und Igel; 2 und 4 Kerne promiscue im rechten Vorhof des Schweines; 2 und 4 Kerne, seltener 1 Kern beim Rind in den Ventrikeln und Vorhöfen (im rechten Ventrikel ganz ausnahmsweise acht); 2—4, weniger häufig auch 8 Kerne im rechten Ventrikel vom Schwein; 4 oder 8 Kerne im linken Ventrikel vom gleichen Schwein, von dem auch die oben gemachten Angaben stammen; 2, 4, 8, 16, gelegentlich auch 32 im linken Ventrikel eines anderen Schweines. Vergleichen wir diese Kernverhältnisse mit denjenigen einer willkürlichen quergestreiften Muskelfaser, so werden wir sofort einen Unterschied herausfinden, indem bei den letzteren die Kernzahl eine ganz beliebige ist und nicht einmal eine Andeutung einer Gesetzmässigkeit vorhanden ist. Vergleichen wir ferner die einkernigen Herzmuskelterritorien mit den zweikernigen z. B. in dem Vorhof der Katze, so würde man, wenn man die Kerne verdeckte, in keiner Weise die zweikernigen von den einkernigen unterscheiden können. Nicht einmal der Grösse nach, indem gelegentlich sogar einkernige Territorien grösser sind als zweikernige. Ferner finden wir die verschiedensten Übergänge von der Einzahl zu der Zweizahl, ohne dass jemals mitotische Vorgänge zu beobachten sind. Wir sehen also, dass die mehrkernigen Muskelterritorien genau die gleichen Gebilde sind wie die einkernigen. Bezeichnen wir also die einkernigen Muskelterritorien als Zellen, wozu volle Berechtigung besteht,

dann steht nichts im Wege, auch die mehrkernigen so zu nennen, es sei denn, dass man es vorziehen würde, diese Muskelterritorien ohne Rücksicht auf die Kernzahl überhaupt anders zu bezeichnen, und zwar mit einem Ausdruck, der so indifferent ist, dass man ihn erst genau definieren muss.

Von besonderem Interesse scheint uns der Umstand zu sein, dass da, wo wir von einem und demselben Tier beide Vorhöfe und beide Ventrikel gesondert untersucht haben, wir in der Regel erhebliche Unterschiede gefunden haben; da wir jedoch zu wenig Stücke eines jeden Herzabschnittes untersucht haben, so wäre immerhin die Möglichkeit gegeben, dass z. B. an ein und demselben Ventrikel an verschiedenen Stellen die Verhältnisse variieren. Es wäre sehr zu wünschen, wenn diese Frage gründlich geprüft würde, event. mit Berücksichtigung physiologischer Unterschiede. Das steht ja bereits jetzt schon fest, dass die Ventrikelmuskulatur und die Vorhofmuskulatur sich gewöhnlich gut voneinander unterscheiden lassen, indem in den Vorhöfen die Zellen verhältnismässig schmäler und meist einfacher gestaltet sind.

Unsere Untersuchungen des linken Ventrikels von zwei Schweineindividuen haben gezeigt, dass erhebliche individuelle Schwankungen bestehen können. Es wäre auch dies bei neuen Untersuchungen zu berücksichtigen, sowie auch Rassen- und Altersunterschiede. Von besonderem Interesse wäre das Studium der Entwicklung der Herzmuskelzellen, besonders zur Entscheidung der Frage, ob von Anfang bis zu Ende distinkte Zellen vorhanden sind oder ob zeitweilig wenigstens ein allgemeines Syncytium besteht etc.

Ausser der Tatsache, dass die Herzmuskulatur aus Zellen zusammengesetzt wird, sind noch folgende Befunde hervorzuheben: überall, wo die Zellgrenzen senkrecht zu dem Fibrillenverlauf also quer hinziehen, werden dieselben durch Schaltstücke gebildet, welche bald dickere, bald dünnere Platten darstellen; diese bestehen wiederum aus Schaltstäbchen, welche die Fibrillen der mit den Schmalseiten aneinander stossenden Zellen miteinander verbinden. Diese Schaltstücke können in mehrere oder wenige Einzelstücke zerteilt sein, welche mindestens um die Breite einer Querstreifung aneinander verschoben sind, so dass bald regelmässige flache oder steile Treppen, bald unregelmässige Zickzack-

linien eventuell mit regelmässigen Treppenteilen abwechselnd entstehen können, wodurch die Zellen oft mit zahlreichen Zähnen ineinander greifen. Auch an den Seitenflächen kann ein Ineinandergreifen mit meist kurzen Fortsätzen oder Leisten bestehen, wobei aber stets alle, wenn auch noch so kurzen querverlaufenden Teile der Zellgrenzen durch Schaltstücke gebildet werden. Alle Längsgrenzen, d. h. solche, welche mehr oder weniger parallel mit den Fibrillen und zwischen ihnen verlaufen, werden durch dünne Membranen, „Grenzmembranen", gebildet, die den aneinander stossenden Zellen gemeinschaftlich sind. Weichen die Zellen auseinander, dann spaltet sich die betreffende Grenzmembran in zwei Blätter, welche als Sarcolemm die Zellen gegen den Spalt resp. die in ihm liegenden Gebilde abgrenzen, wie überhaupt alle freien Oberflächen der Herzmuskelzellen mit einem Sarcolemma ausgestattet sind, welches man jedoch gerade so wie bei den willkürlichen Muskelfasern nur unter besonders günstigen Bedingungen sehen kann, d. h. wenn es etwas von den Fibrillen abgehoben erscheint. In solchen Fällen erkennt man aber regelmässig, dass wie bei den Grenzmembranen auch hier die Grundmembranen an ihren Rändern fest mit ihm verwachsen sind. Diese engen Beziehungen zu den Krauseschen Grundmembranen sprechen dafür, dass das Sarcolemm als Zellmembran aufzufassen ist, dass es also mit irgendwelchen bindegewebigen Gebilden nichts zu tun hat. Passen bei einer Grenzmembran die beiderseitigen Grundmembranen zusammen, so kann man häufig fadenartige Verdickungen („Verstärkungsleisten") in ihr erkennen; passen sie nicht zusammen, so weicht die Grenzmembran jedesmal nach der Seite hin, wo eine Grundmembran befestigt ist, aus, sodass es in Kantenansicht als Zickzacklinie erscheint. Streckenweise Verstärkungen der Grenzmembranen fanden wir gelegentlich beim Schwein im rechten Ventrikel, beim Igel ebenfalls in einem der Ventrikel, besonders aber im Vorhof der Katze, und zwar am letzteren Ort hauptsächlich als Ersatz für eine steile Schaltstücktreppe, indem an beiden Seiten sich Muskelfibrillen in ganz spitzem Winkel ansetzten. Es handelt sich hier also weder um eine echte Schaltstücktreppe, noch um eine typische Grenzmembran, welche sonst immer zwischen den Fibrillen verläuft, vielmehr um ein Mittelding. Diese Bildungen markieren scharf die Zellgrenzen, wie Fig. 43 und 44 lehren.

Verdickte Grenzmembranen mit nur einseitigem Fibrillenansatz fanden wir gelegentlich ebenfalls im Vorhof der Katze.

Es sei noch erwähnt, dass wir beim Schwein (linker Vorhof), Rind (Ventrikel) und Katze (linker Ventrikel) häufig zu beiden Seiten der Schaltstücke eine Verbreiterung und zu gleicher Zeit Aufhellung der Querstreifung beobachteten. Dieser Zustand erstreckte sich über ein oder zwei Querstreifen. Es machte den Eindruck, als ob die Fibrillensegmente gedehnt wären. Wie sich die einzelnen Teile der Fibrillensegmente verhielten, konnten wir nicht erkennen, da an Salpetersäurepräparaten meist nur die Grundmembranen deutlich sind. Ob es sich hier um eine wirkliche Dehnung oder um ein Längenwachstum der Fibrillen resp. der Zellen handelt, vermögen wir nicht zu entscheiden.

Umgekehrt fanden wir auch lokale Kontraktionsverdichtungen, welche quer durch die ganzen Zellen gingen, und zwar oft mehrere in der gleichen Zelle. Der Übergang in die nicht kontrahierten Zellabschnitte war ein abgestufter, nie plötzlicher; der Unterschied zwischen diesen Bildungen und den Schaltstücken war ein so eklatanter, dass Verwechslung ganz ausgeschlossen war.

Bevor ich schliesse, ist es mir angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor K. W. Zimmermann, für die Anregung zu dieser Arbeit und die freundliche Beihilfe mit Rat und Tat bei derselben, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Über Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne.

Von

Friedrich Meves in **Kiel.**

Hierzu Tafel II und III.

Inhalt.

I. Einleitung.
II. Material und Methode der Untersuchung.
III. Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes.
A. Eigene Beobachtungen.
1. Bindegewebszellen.
2. Knorpelzellen, Osteoblasten und Knochenzellen.
B. Literatur.
1. Bindegewebszellen.
2. Knorpelzellen.
3. Osteoblasten und Knochenzellen.
IV. Über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen.
A. Eigene Beobachtungen an der Sehne.
B. Literatur.
1. Literatur über Sehnenentwicklung.
2. Literatur über Entstehung der Bindegewebsfibrillen im allgemeinen.
a) Aus der älteren Literatur von Schwann bis Flemming.
b) Neuere Literatur von Flemming bis heute.
α) Die Bindegewebsfibrillen entstehen durch Umwandlung von Protoplasmafortsätzen (Zachariadès, v. Szily).
β) Die Bindegewebsfibrillen sind Umbildungen einer cytoplasmatischen Struktur (Flemming, Reinke, Waldeyer, Spuler, Studnička, Hansen, Spalteholz u. a.).
γ) Die Bindegewebsfibrillen entstehen aus einer von den Zellen gebildeten formlosen Substanz (Merkel, v. Ebner, Retterer, Mall, Renaut, Laguesse, Bruni).
V. Schluss.

I. Einleitung.

In einer im vorigen Jahre (1908) erschienenen Arbeit habe ich gezeigt, dass in sämtlichen Zellen junger Embryonen Chondriosomen vorhanden sind, welche entweder als Körner, Mitochondrien, oder aber, und zwar der Regel nach, als Fäden, Chondrioconten, auftreten.

Von diesen Chondriosomen habe ich behauptet, dass sie allen Differenzierungsprozessen, welche sich bei der Sonderung des Embryonalleibs in verschiedene Organe und Gewebe abspielen, als das materielle Substrat, welches in die verschiedenen spezifischen Substanzen umgewandelt wird, zugrunde liegen. Zu den Differenzierungsprodukten der Chondriosomen gehören, wie ich ausgeführt habe, erstens die verschiedenen Faserstrukturen, zahlreiche fibrilläre Bildungen in Epithelzellen, wie z. B. die „Protoplasmafasern" der Epidermiszellen, die Fibrillen der glatten und quergestreiften Muskelfasern, die Neurofibrillen und Neurogliafasern, die Bindegewebsfasern; zweitens wahrscheinlich auch die verschiedensten auffälligen chemischen Erzeugnisse des cellulären Stoffwechsels, wie z. B. die Sekretkörner, das Fett, die Pigment- und Dotterkörner.

Wenn eine derartige Rolle der Chondriosomen in der Histogenese tatsächlich nachgewiesen wäre, würde es vielleicht angemessen sein, sie in der Bezeichnung zum Ausdruck zu bringen; man könnte statt von Chondriosomen von Plastosomen (Plastochondrien, Plastochondriomiten oder kürzer Chondriomiten, Plastoconten) sprechen.

Duesberg hat bereits in diesem Jahr (1909) die Existenz von Chondriosomen in sämtlichen embryonalen Zellen bestätigt; er hat ferner ihr späteres Schicksal bei der Entstehung der quergestreiften Muskelfasern studiert und ist dabei zu dem Schluss gekommen, dass sie „tatsächlich, wie Meves schreibt, zu Myofibrillen verwendet werden".

In der vorliegenden Arbeit will ich zunächst zeigen, dass die Chondriosomen in sämtlichen Zellen des Stützgewebes beim Embryo späterer Stadien gegenwärtig sind. Sodann will ich einen Teil derjenigen Beobachtungen schildern, welche mir als Grundlage für meine Behauptung gedient haben, dass die Chondriosomen das Bildungsmaterial für die Bindegewebsfasern abgeben.

II. Material und Methode der Untersuchung.

Die vorliegende Untersuchung habe ich an Hühnerembryonen, und zwar an den unteren Extremitäten derselben, angestellt, welche ich vom Embryonalkörper durch einen Scheerenschnitt oberhalb des Hüftgelenks abgetrennt und mit Flemmingschem Gemisch von der früher gebrauchten Zusammensetzung (1/2%ige Chromsäure mit Zusatz von 1% Kochsalz 15 ccm, 2%ige Osmiumsäure 3—4 ccm, Eisessig 3—4 Tropfen) fixiert habe. Hühnerembryonen habe ich nicht nur wegen der Leichtigkeit verwandt, mit welcher sie zu beschaffen sind, sondern auch deshalb, weil sie mir für die Zwecke meiner Untersuchung besonders geeignet schienen. Embryonen von Kaninchen und Meerschweinchen bieten dem Hühnchen gegenüber jedenfalls keine Vorteile, da ihre Zellen eher feinere als stärkere Chondrioconten enthalten. Auch bei der Salamanderlarve sind die Fäden, wenigstens in den meisten Zellarten, feiner als beim Hühnerembryo, trotzdem das erstere Tier den Vorzug hat, sehr viel grössere Zellen zu besitzen.

Die Extremitäten habe ich aus dem Grunde als Untersuchungsobjekt gewählt, weil sie, wenigstens noch bei 8—9 Tage alten Embryonen, von sämtlichen Bestandteilen Flemmingschen Gemisches von der empfohlenen Zusammensetzung ziemlich vollständig durchdrungen werden. Das ist deshalb von Wichtigkeit, weil die Chondriosomen durch das Flemmingsche Gemisch nur so weit gut konserviert werden, wie die Wirkung der Osmiumsäure reicht. Im Innern grösserer Objekte dagegen, in welches nur die beiden anderen Säuren eindringen, sind sie, wenn überhaupt noch erkennbar, nur höchst mangelhaft erhalten. Die Chondrioconten haben sich hier mehr oder weniger stark verkürzt, daneben häufig der Quere nach fragmentiert. Die auf diese Weise entstandenen Kügelchen können weiter ihrerseits ebenso wie etwa vorhandene Mitochondrien zu hellen Bläschen aufgequollen sein. Bei den Extremitäten älterer Hühnerembryonen habe ich daher, wenn es mir auf eine gute Fixierung der tieferen Teile ankam, diese dadurch zu erreichen gesucht, dass ich vorher die Haut mit Hilfe einer Pinzette abzog.

Zur Färbung der Chondriosomen habe ich wieder in erster Linie die Eisenhämatoxylinmethode nach M. Heidenhain angewandt, bei deren Handhabung ich in der früher (1907, 1, S. 417) beschriebenen Weise verfahren bin.

Die jungen Bindegewebsfibrillen geben bei dem Extraktionsverfahren das Hämatoxylin gewöhnlich leicht ab. Um sie tingiert zu erhalten, habe ich die mit Eisenhämatoxylin vorgefärbten Präparate einer Nachfärbung mit Fuchsin S unterworfen. Diese habe ich gewöhnlich in der Weise ausgeführt, dass ich einige Kubikzentimeter einer vorrätig gehaltenen 2 %igen wässerigen Lösung von Fuchsin S dem 95 %igen Alkohol, welcher mir zur ersten Entwässerung diente, hinzufügte. Nachdem die Schnitte in dieser Farblösung 1—2 Minuten verweilt hatten, wurde der überschüssige Farbstoff mit reinem 95 %igem Alkohol abgespült; weiter wurde in Alkohol absolut., Xylol, Canadabalsam übertragen.

III. Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes.

A. Eigene Beobachtungen.

Die Gliedmaßen eines drei- bis viertägigen Hühnerembryos bestehen aus einer dichtgedrängten Masse kleiner sternförmiger Zellen, deren spärliches Cytoplasma geschlängelte Chondriconten einschliesst.

Am fünften und sechsten Tage setzen sich in der ursprünglich gleichartigen Zellenmasse zuerst die Anlagen der verschiedenen Gewebe voneinander ab. Die Chondrioconten bleiben dabei überall erhalten. Von ihrem Vorhandensein in den sämtlichen Zellarten des Stützgewebes bei älteren Embryonen bitte ich den Leser sich an der Hand der Tafel II zu überzeugen.

1. Bindegewebszellen (Fig. 1—10; teilweise auch Fig. 15).

Fig. 1 stammt aus einem Schnitt durch die untere Extremität eines sechstägigen Embryos. Unter dem Ectoderm (links) liegen, in Abständen voneinander, sternförmige Zellen, welche teilweise mit ihren Ausläufern zusammenhängen. Sie enthalten stark gekrümmte und geknickte Fäden, deren in verschiedenen Ebenen gelegenen Windungen man meistens durch Bewegung der Mikrometerschraube folgen kann. Daneben finden sich auch Körner, Mitochondrien; die meisten Körner, welche man in den Zellen sieht, sind aber wirkliche oder optische Querschnitte von Fäden.

Fig. 2, von demselben sechstägigen Embryo, ist ein Schnitt durch die Randpartie einer Sehne, welche aus länglichen Zellen besteht, deren Cytoplasma kurze Fadenstücke einschliesst.

Fig. 3 gibt einen Teil eines Querschnitts durch den Unterschenkel eines achttägigen Hühnerembryos wieder. Unmittelbar unter dem Ectoderm ist die Lederhaut aufgetreten. Sie besteht aus dicht beisammenliegenden, spindelförmigen Zellen, welche mit ihrer Längsachse der Regel nach senkrecht zu derjenigen der Extremität gestellt sind, sodass sie auf einem Querschnitt durch die Extremität der Länge nach getroffen werden. Die Chondriokonten verlaufen in der Längsrichtung der Zellen. An diese dichte Zellage schliesst sich nach unten eine mehr lockere Schicht an, welche eine „blätterteigartige" Beschaffenheit hat. Die meisten Cytoplasmastränge, welche man in Fig. 3 unter der Lederhaut wahrnimmt, sind nämlich, wie man durch Heben und Senken des Tubus feststellen kann, nicht solche, sondern optische Querschnitte von sehr dünnen Blättern. Dieser lamelläre Bau wird weiter nach unten zu immer ausgesprochener. In seinen tiefsten Partien entspricht der Schnitt wohl der Anlage einer oberflächlichen Fascie und besteht aus einer grossen Anzahl von einander parallelen, wenn auch etwas faltigen Lamellen, welche dicht übereinander liegen. Diese Lamellen setzen sich aus scheibenförmigen dünnen Zellen zusammen, deren Grenzen nicht erkennbar sind. Die Zellen schliessen Kerne ein, welche, obwohl ebenfalls mehr oder weniger stark abgeplattet, dennoch eine relativ erhebliche Verdickung der Zellenleiber bedingen. Die verdickten Zellpartien in der Nachbarschaft der Kerne enthalten ausser einer dunkeln körnigen Masse, auf welche ich unten zurückkomme, stets zahlreichere Chondrioconten; vereinzelte solche, quer-, schräg- und längsgeschnitten, trifft man überall in den Lamellen oder Zellen.

Fig. 4 ist ein Flachschnitt durch die tiefere Lage des Coriums vom Mittelfuss eines zehntägigen Embryos. Von den Zellen dieser Abbildung, welche kürzere und längere Fäden enthalten, befindet sich eine in Teilung, und zwar auf dem Stadium des Muttersterns.

In meiner früheren Arbeit (1908) habe ich angegeben, dass in den Zellen des Hühnerembryos der Ablauf einer Mitose auf das Verhalten und die Lagerung der Chondriosomen gänzlich ohne Einfluss zu sein scheine. In der Tat bleiben in vielen Fällen, speziell bei jüngeren Embryonen vom ersten bis vierten Tag, die Chondriosomen bis zum völligen Abschluss der Teilung

unregelmässig im Zelleib verteilt. In anderen Fällen aber, besonders bei älteren Embryonen, beobachtet man folgendes Verhalten (man vergl. die Fig. 5 a—e, welche aus dem Corium vom Mittelfuss eines zehntägigen Embryos stammen): Auf dem Stadium des Muttersterns liegen die Chondrioconten, um welche es sich hier durchweg handelt, im Umkreis der Teilungsfigur verstreut (Fig. 5 a). Auf dem Stadium des Doppelsterns umgeben sie tonnenförmig die Spindel zwischen den Tochterchromosomen, während sie die Spindelpole freilassen (Fig. 5 b). Nach diesem Stadium sammeln sie sich in dem Raum zwischen den beiden Chromosomengruppen (Fig. 5 c). Dabei scheinen sie vielfach in kürzere Stücke zu zerfallen oder auch stärker gewundene und geknickte Formen, als sie vorher hatten, anzunehmen. Bei der Zelldurchschnürung wird die Masse der Chondrioconten wie der ganze Zelleib selbst sanduhrförmig durchgeteilt (Fig. 5 d). In beiden Tochterzellen liegt je ein Komplex von Chondrioconten auf den äquatorialen Seiten der Tochterkerne (Fig. 5 e).

Wahrscheinlich soll durch das beschriebene Verhalten der Chondrioconten eine gleichmässigere Verteilung derselben auf die Tochterzellen erreicht werden.

Fig. 6—8 sind nach Flachschnitten vom Unterschenkel eines zehntägigen Embryos gezeichnet; sie stellen Stücke von Zelllamellen des Subcutangewebes bezw. einer oberflächlichen Fascie in Flächenansicht dar. In Fig. 8 befindet sich der Kern in Mitose.

Das in Fig. 6 abgebildete Lamellenstück enthält drei Kerne. Zellgrenzen sind ebensowenig wie in der Kantenansicht (Fig. 3) erkennbar. Neben jedem Kern nimmt man die vorhin schon erwähnte dunkle Masse wahr, welche offenbar die Centriolen einschliesst, also als „Centrotheca“ aufzufassen ist. In der Umgebung der Centrotheca liegen Chondrioconten, die zum Teil ziemlich lang sind und nicht selten (Fig. 7) eine deutlich radiäre Anordnung um diese herum aufweisen. Vereinzelt finden sich Chondrioconten auch weiter von der Centrotheca entfernt. In nächster Nachbarschaft der letzteren liegen im Cytoplasma ausser den Chondriconten noch kleine helle Vacuolen, weiter entfernt davon gewahrt man grössere.

In Fig. 9 und 10 habe ich zwei lang spindelförmige Bindegewebszellen, von welchen die eine in Mitose ist, aus der tieferen Schicht des Coriums von einem vierzehntägigen Hühnerembryo

abgebildet. Bei beiden Zellen sind Chondrioconten, welche eine besondere Länge aufweisen, in den Ausläufern enthalten.

Man beachte schliesslich von Fig. 15, Teil eines Querschnitts durch einen Metatarsus eines zehntägigen Embryos, schon jetzt die Zellen des Periosts, welche Chondrioconten enthalten, die parallel der Knochenlängsachse verlaufen und daher auf einem Querschnitt ebenfalls der Quere nach getroffen sind.

Während die Chondrioconten jüngerer Bindegewebszellen zweifellos im Innern des Cytoplasmas liegen, sieht man später zahlreiche Fäden, welche auf die Zelloberfläche verlagert sind. Ob die Fäden eine intra- oder epicelluläre Lage haben, lässt sich am sichersten entscheiden, wenn sie, wie in Fig. 15, in den Zellen des Periosts, der Quere nach getroffen sind.

Das Epicellulärwerden der Chondrioconten bedeutet, wie wir später sehen werden, den Anfang zu ihrer Umwandlung in Bindegewebsfasern.

2. Knorpelzellen (Fig. 11—14), Osteoblasten und Knochenzellen (Fig. 15, 16 und 28).

Die gleichen Fäden, wie in den Zellen des Bindegewebes, finden sich auch in Knorpelzellen, Osteoblasten und Knochenzellen, und zwar im allgemeinen unregelmässig durch den Zelleib verteilt.

In embryonalen Knorpelzellen sind zuerst von Van der Stricht, in Osteoblasten von Spuler Centriolen beschrieben worden, welche von einem abgegrenzten Hof, einer Sphäre oder Centrotheca, umgeben sind. In meinen Figuren von Knorpelzellen sind nur die Centrothecen, nicht aber die Centriolen, welche nicht herausgefärbt sind, zu sehen; ebenso in den Osteoblasten der Fig. 28, welche nach einem mit Säurefuchsin nachgefärbten Präparat gezeichnet ist. In den Osteoblasten und Knochenzellen von Fig. 15 und 16 dagegen ist auch von den Centrothecen nichts wahrzunehmen. Jedoch erkennt man in mehreren Knochenzellen der Fig. 16 eine von Chondrioconten freigelassene Stelle, welche augenscheinlich von der Centrotheca eingenommen wird.

Gar nicht selten sieht man sowohl in Knorpelzellen wie in Osteoblasten einzelne Chondrioconten mit ihrem einen Ende in die Centrotheca eindringen, um entweder in ihr zu endigen oder

an einer anderen Stelle wieder auszutreten. Kürzere Fäden sind zuweilen ganz von Centrothecasubstanz umschlossen.[1])

B. Literatur.

Einer Zellstruktur kann man, wie Flemming nicht müde wurde zu betonen, „nur da ganz sicher sein, wo an der lebenden oder frischen Zelle sich ein deutlicher Ausdruck des durch Reagentien dargestellten ergibt"; im übrigen darf man „höchstens nach Analogie schliessen" (1895, S. 361).

Nun habe ich gezeigt, dass die Fila, welche Flemming (1882) in lebenden Salamanderzellen beobachtet hat, durch die Chondriosomenmethoden darstellbar und mit Chondrioconten identisch sind. Daraus ergibt sich, dass die ähnlichen Fadenstrukturen, welche durch die gleichen Methoden bei anderen Objekten erhalten werden, ebenfalls Filarmasse im Sinne Flemmings repräsentieren und dass an ihrer Vitalität nicht zu zweifeln ist. Die Fäden (Chondrioconten) können auch in Form von Körnern (Mitochondrien) vorkommen. Fäden und Körner sind zwei verschiedene Erscheinungsformen einer und derselben Substanz.

1. Bindegewebszellen.

Flemming konnte 1882 einen Fadenbau an den lebendigen verästelten Bindesubstanzzellen der Salamanderlarve an dünnen und hellen Orten der Schwanzflosse, am besten aber am ganz frisch aufgelegten Kiemenblatt, erkennen. Jedoch vermag er das Bild nicht sehr scharf zu nennen; „eine weitere Verfolgung einzelner Fäden oder gar die Entscheidung, dass das ganze ein zusammenhängendes Netzwerk sei", muss er unmöglich finden.

Auf das gleiche Objekt ist Flemming später in zwei Arbeiten aus dem Jahre 1897 zurückgekommen. In der ersten Arbeit „über den Bau der Bindegewebszellen und Bemerkungen über die Struktur der Zellsubstanz im allgemeinen" sagt er mit Bezug auf die Bindegewebszellen des Kiemenblatts bei jüngeren Salamanderlarven: „Man sieht (im frischen Zustand) am Zell-

[1]) Durch Eisenhämatoxylin schwarz färbbare Stäbe oder Fäden, welche in die „Sphäre" eindringen oder sie durchsetzen, habe ich schon 1896 (S. 34) in ruhenden Spermatocyten (Auxocyten) von Salamandra beschrieben und in den Figg. 42 und 45—47 abgebildet; eine Deutung dieser Bildungen wusste ich damals nicht zu geben.

körper und seinen grösseren Ausläufern nichts anderes als hier und da eine sehr zarte, verwaschene Längsstreifung. An ungefärbten Präparaten aus Chromosmiumessigsäure erscheint diese Streifung viel deutlicher.“ „Es ist zu vermuten“, fährt er fort, „dass sie mit der fibrillenbildenden Tätigkeit dieser Zellen in Beziehung steht und die in ihrer Peripherie belegenen ersten Anlagen der collagenen Fäserchen darstellt.“

Zu diesem letzteren Satz ist zu bemerken, dass die Chondrioconten zunächst durchaus nicht ausschliesslich „in der Peripherie belegen“, sondern durch den ganzen Zelleib verteilt sind.

In der zweiten Abhandlung desselben Jahres hat Flemming die gleichen Fäden an Kiemenblättern älterer Larven nach Fixierung mit seinem Gemisch durch Färbung mit Hämatoxylin dargestellt; er beschreibt durchaus zutreffend, dass sie hier in den Ausläufern oder an ihnen gelagert sind, hat sie aber nicht als die cytoplasmatischen Fila, welche er bereits am frischen Präparat gesehen hatte, wiedererkannt, sondern als Bindegewebsfibrillen angesprochen. Näheres hierüber siehe unten.

Fadenstrukturen in Bindegewebszellen sind noch von einer Reihe anderer Autoren beschrieben worden; aber es ist bisher wohl kaum gelungen, dieselben so allgemein und in so scharfer Weise darzustellen, wie ich es beim Hühnerembryo vermocht habe.

Vacuolen, wie ich sie in den Zellen des Unterhautbindegewebes beim Hühnchen gefunden habe, sind schon früher von Unna und Flemming in Bindegewebszellen gesehen worden. Unna hat 1895 bei menschlichen Bindegewebszellen aus pathologischen Geweben, besonders Granulationen, nach Alkoholfixierung, die von einer Färbung mit polychromem Methylenblau gefolgt war, einen Wabenbau der Zellsubstanz beschrieben. Flemming (1897, 1), welcher die Resultate Unnas an normalen Bindegewebszellen der Salamanderlarve nachgeprüft hat, findet diese bei Anwendung der Unnaschen Methode fast genau so aussehend wie Unnas menschliche Zellen. An Präparaten dagegen, die mit Chromosmiumessigsäure fixiert und mit Eisenhämatoxylin stark gefärbt sind, sind die Vacuolen in ihnen unverkennbar bedeutend kleiner und spärlicher, aber doch ohne Zweifel vorhanden; allerdings so, dass Flemming nicht gerade von einem Wabenbau reden möchte, sondern von einer ziemlich stark, aber unregelmässig vakuolisierten Zellsubstanz. — Meine eigenen Beobachtungen an

den Zellen der subkutanen Lamellen des Hühnerembryos stimmen am meisten mit denjenigen Flemmings überein.

2. Knorpelzellen.

Über Strukturen der Knorpelzellen existiert eine grosse Literatur, welche ich hier nur oberflächlich berühren kann.

Am bekanntesten ist die Darstellung geworden, welche Flemming von der Struktur der Knorpelzelle der Salamanderlarve gegeben hat. Nach Flemming schliesst das Cytoplasma Fäden ein, welche in Zellen, die der Knorpeloberfläche zunächst liegen, vielfach im ganzen konzentrisch zum Kern angeordnet sind, in der Mitte der Knorpel aber meist keine solche Regel der Anordnung zeigen.

Dass ich die von mir in den Knorpelzellen des Hühnchens dargestellten Fäden als identisch mit den Flemmingschen Fila betrachte, bedarf keines Hinweises mehr.

Ein nach der Bendaschen Chondriosomenmethode gefärbtes Präparat von Knorpelzellen des Hühnerembryos, welche lange Chondrioconten zeigten, hat Duesberg auf der diesjährigen Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Giessen (1909) demonstriert; nach privater Mitteilung hat er die Chondrioconten auch in den lebenden Knorpelzellen des Hühnchens deutlich sichtbar gefunden, was ich auf Grund eigener Wahrnehmung bestätigen kann.

Die gleichen Fäden sind schon früher an Reagentienpräparaten von M. Heidenhain, v. Smirnow, wahrscheinlich auch von Loewenthal und anderen gesehen worden.

M. Heidenhain (1900) beschreibt in Knorpelzellen der Salamanderlarve „fadenartige Körper", welche er mit anderen, die in den Hodenzellen von Proteus vorkommen (Pseudochromosomen, M. Heidenhain), zusammenhält.

v. Smirnow (1906) fand in Knorpelzellen von Siredon, welche in Flemmingschem Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin tingiert waren, „schwarz gefärbte fadenförmige Gebilde, die bald vereinzelt, bald nahe beieinander liegen und in letzterem Falle eine Anhäufung von sich verflechtenden Fäden bildeten."

Loewenthal (1907) entdeckte in den Zellen des caput femoris vom Frosch nach Fixierung mit Flemmingschem Ge-

misch und Färbung mit Hämalaun scharf gezeichnete, geknickte oder gewundene Fäden, welche an einer oder an zwei Stellen neben dem Kern zusammengehäuft waren; er ist allerdings der Meinung, dass es sich nicht um die Flemmingschen Fäden, sondern um andere Gebilde handelt, worin ich ihm jedoch nicht beistimmen möchte.

Retterer (1907), welcher den Bau der Knorpelzellen bei Amphibien und Rochen studiert hat, beschreibt, dass ihr zentraler Teil zahlreiche chromophile Granula (Mitochondrien) enthält, die zu Fäden aufgereiht sind.

Arnold (1908) beobachtete beim Frosch in den Zellen des Episternums am lebenden und fixierten Objekt eine paranucleäre Gruppe von Granula, welche in ihrer Anordnung mit den von Loewenthal geschilderten Gebilden „weitgehende Übereinstimmung zeigen". Ich habe selbst den Knorpel von Froschlarven mit Hilfe der Chondriosomenmethode untersucht und gefunden, dass hier (an Präparaten, die mir gut fixiert schienen) tatsächlich ausser kurzen Fädchen hauptsächlich Körner (Mitochondrien) in den Zellen enthalten sind. Bei anderen Tieren tritt aber die Substanz, aus welcher die Körner gebildet sind, ausschliesslich in Form längerer Fäden auf; ich kann daher Arnold jedenfalls nicht beipflichten, wenn er Granula dieser Art als wesentliche Strukturbestandteile des Plasmas der Knorpelzelle überhaupt hinstellt.

Nowikoff (1909) suchte auf Anregung von Goldschmidt nach „Chromidien" in den Knorpelzellen von Wirbeltieren, konnte aber hier nichts finden, was er dafür halten möchte. Dagegen entdeckte er im Subradularknorpel einer Kiemenschnecke (Haliotis tuberculata) fast in jeder Zelle neben dem Kern eine mehr oder weniger kompakte körnige Masse, welche in bezug auf ihr Färbungsvermögen sowohl vom Zellkern, als auch vom Protoplasma zu unterscheiden war und „welche nichts anderes als einen ‚Chromidialapparat' darstellt". Die Körnchen, welche die Masse bilden, sollen durch Zerfall der Nucleolen entstehen, welche aus dem Kern auswandern.

Ich habe diese Mitteilung von Nowikoff hier deshalb referiert, weil sie beweist, dass die „Chromidien", welche Goldschmidt und andere Münchener Zoologen in Metazoenzellen

finden wollen, nicht in den Mitochondrien oder Chondriosomen vorliegen können. Auch muss ich jede nachweisbare genetische Beziehung zwischen Chondriosomen und „Chromidien“ oder Bestandteilen des Kerns, wie schon früher (1907, 1, S. 479), so auch allen neueren dahin lautenden Angaben gegenüber mit grösster Bestimmtheit in Abrede stellen. Die Fig. B b (nach Jörgensen) auf S. 108 von Goldschmidts letztem Aufsatz (1909), welche den Mitochondrienaustritt aus dem Kern einer Proteusovogonie beweisen soll (das „glänzendste Beispiel“, das Goldschmidt „bisher zu Gesicht gekommen ist“) halte ich nach eigener Kenntnis zahlreicher ähnlicher Objekte, speziell der Eizellen von Salamandra, für irrtümlich bezw. schematisiert. Hiermit glaube ich meine Stellung zur Goldschmidtschen Lehre vom „Chromidialapparat der Metazoenzelle“ genügend gekennzeichnet zu haben.

In früheren Arbeiten habe ich es für möglich erklärt, dass die „Netzapparate“, welche Golgi und seine Schüler (1898 bis 1909), Pensa (1901) speziell bei Knorpelzellen von Säugetieren, beschrieben haben, mit Chondrioconten identisch sein könnten. Daran glaubte ich unter anderem deshalb denken zu dürfen, weil ich beobachtet hatte, dass netzartige Anordnungen von Chondrioconten tatsächlich vorkommen. Ich habe nun aber neuerdings Knorpelzellen von Embryonen sehr verschiedener Tiere, auch von Kaninchen und Meerschweinchen, unter Anwendung der Chondriosomenmethoden untersucht, habe aber nirgends netzförmige Verbindungen von Chondrioconten beobachtet. Da ich aber nicht annehmen kann, dass diese Strukturen in den Knorpelzellen erwachsener Tiere wesentlich anders angeordnet sein sollten, komme ich zu dem Resultat, dass der „Netzapparat“ der Knorpelzellen, wenn er tatsächlich als solcher vital existiert und nicht etwa ein Fixierungsartefakt irgendwelcher Art darstellt, neben den Chondrioconten vorhanden sein und eine von ihnen verschiedene Bildung repräsentieren muss.[1])

[1]) Wie ich einer soeben in den Archives italiennes de Biologie (t. 51, fasc. 2, 1909) erschienenen Abhandlung von Golgi entnehme, hat sich neuerdings auch Perroncito (dem Golgi sich anschliesst) an mir nicht zugänglicher Stelle (Rend. Ist. Lomb. serie 2a, vol. 41) nach Untersuchung an Samenzellen gegen eine Identifizierung von „Netzapparat“ und Chondriosomen ausgesprochen.

Van der Stricht (1892) beschreibt, dass die embryonalen Knorpelzellen ein centriertes „Mitom“ (in dem von mir 1907, 2, S. 567 bezeichneten Sinne) besitzen. Die Möglichkeit, dass ein solches in der lebenden Zelle existiert, gebe ich vollkommen zu; ich konnte an meinen Präparaten nicht erwarten, etwas davon wahrzunehmen, weil sich hier überall eine starke Osmiumsäurewirkung geltend macht. Dagegen betrachte ich es als zweifelhaft, ob auch die feinen Netzwerke, welche M. Heidenhain (1900) neben Chondrioconten in Knorpelzellen der Salamanderlarve in Fig. 6 abbildet, vital präformiert sind.

Verschiedene Autoren haben das Cytoplasma der Knorpelzellen als „grobwabig“ beschrieben. Ich stehe auch in dieser Beziehung auf dem Standpunkt Flemmings (1897, 1), nach welchem grosse Vacuolen in den Knorpelzellen Kunstprodukte sind. Dagegen ist es nach Flemming sehr wahrscheinlich, „dass die Vacuolen in kleinerem Zustand in natura existieren, aus dem Grunde, weil man kleinere Fettkörnchen in den lebenden Knorpelzellen in Molecularbewegung sieht: es kann dies nur erklärt werden, wenn man entweder ein Flüssigsein der ganzen Interfilarmasse oder die Existenz von flüssigkeitshaltigen Vacuolen in derselben annimmt. In letzterem Fall wären dies allerdings nicht feine Waben in Bütschlis Sinne, sondern erheblich grössere Hohlräume.“

3. Osteoblasten und Knochenzellen.

In den Osteoblasten sind von verschiedenen Autoren, z. B. von Van der Stricht (1889, Taf. 2, Fig. 8) und von Spuler (1899, S. 16) Granula gefunden worden; nach letzterem Autor färben sie sich mit Eisenhämatoxylin schwarz und liegen besonders um die Centriolen und die sie umgebenden Höfe angeordnet. „Häufig begegnet man Bildern, bei denen sich die Körner an den feinen Protoplasmafortsätzen der Osteoblasten befinden.“

Nach Disse (1909) dagegen besitzen die Osteoblasten beim menschlichen Embryo ein dichtes „feinstreifiges“ Protoplasma.

Gewundene Fäden, wie ich sie in den Osteoblasten und Knochenzellen des Hühnchens beschrieben habe, sind bei dieser Zellart meines Wissens bisher nicht gesehen worden.

IV. Über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen.

A. Eigene Beobachtungen an der Sehne.

Nachdem ich im obigen die Existenz von Chondrioconten in den Zellen des embryonalen Stützgewebes nachgewiesen habe, gehe ich dazu über, diejenigen Bilder zu beschreiben, welche in mir die Überzeugung erweckt haben, dass die Bindegewebsfasern, ebenso wie z. B. die Myo- und Neurofibrillen, funktionell differenzierte Chondrioconten sind, wobei ich mich in der vorliegenden Abhandlung auf ein einziges Objekt, die embryonale Sehne, beschränken will.

Eine Sehne aus der unteren Extremität eines sechstägigen Hühnerembryos (Fig. 2) besteht aus dicht aneinanderliegenden länglichen Zellen, welche mit ihrer Längsachse parallel der Achse der Sehne gelagert sind. Die Zellen laufen an ihren Enden meistens in feine Fortsätze aus. An Sehnenpartien, welche locker gebaut sind, kann man feststellen, dass die hintereinander gelegenen Zellen mittels dieser Fortsätze zusammenhängen; mitunter stehen sie auch durch breitere Protoplasmabrücken in Verbindung. Der Zellenleib und seine Ausläufer schliessen bei diesen jüngsten Sehnen meistens nur kürzere Fadenstücke ein.

Zellen und Kerne nehmen nun weiter an Grösse zu. Fig. 17 stellt einen Teil eines Längsschnittes durch eine junge Sehne nahe der Spitze der unteren Extremität von einem achttägigen Embryo dar; das zugrunde liegende Präparat ist ebenso wie diejenigen, nach welchen die übrigen Figuren der Tafel gezeichnet sind, nach der Färbung mit Eisenhämatoxylin einer Nachfärbung mit Fuchsin S unterworfen worden. Die Kerne sind etwa auf das doppelte derjenigen Grösse, die sie in Fig. 2 haben, herangewachsen. Die Chondrioconten sind dicker, ausserdem (der Regel nach) auch länger geworden und haben einen mehr geraden Verlauf.

Wenn man sodann die wenig älteren Entwicklungsstadien betrachtet, welche in Fig. 18 und 19 dargestellt sind (aus weiter proximalen Teilen derselben Extremität, von welcher auch Fig. 17 stammt), so fällt am meisten auf, dass hier bereits junge Bindegewebsfasern vorhanden sind, welche durch das Fuchsin S stark rot gefärbt sind; in Fig. 18 allerdings nur erst an wenigen Stellen, in Fig. 19 aber schon sehr zahlreich.

Die jüngsten und feinsten Fibrillen liegen den Zellkörpern so dicht an, dass sie mit der Zelloberfläche zusammenfliessen und

als rot gefärbte Randkonturen der Zelle erscheinen. Die älteren Fibrillen dagegen verlaufen meist frei zwischen den Zellen. Alle Fibrillen, auch die jüngsten, sind nicht gerade, sondern wellig; und zwar die etwas älteren stärker als die jüngeren.

Freie Endigungen der Fibrillen lassen sich nicht bestimmt nachweisen. Wo solche in den Figuren vorhanden zu sein scheinen, treten die Fibrillen tatsächlich wohl nur aus der Schnitt- oder Zeichenebene heraus. Wahrscheinlich verlaufen sie von allem Anfang an über weite Strecken kontinuierlich. Mitunter sieht man eine Fibrille, welche eine Strecke weit an einer Zellreihe entlang gezogen ist, auf eine Nachbarreihe überspringen.

Es fragt sich nun, ob die Figuren 18 und 19 sonst noch irgend etwas erkennen lassen, was geeignet wäre, auf die Entstehung der Fibrillen Licht zu werfen. In dieser Beziehung zeigt sich folgendes: Die Chondrioconten, welche schon vorher länger und mehr gerade erschienen, sind zum Teil an die Zelloberfläche verlagert und zwar so, dass ihre Richtung der Längsachse der Sehne parallel ist.

Um die epicelluläre Lage eines Teils der Chondrioconten klar zu erkennen, ist es notwendig, Querschnitte von Sehnen gleicher Stadien wie Fig. 18 und 19 hinzuzunehmen.

Auf solchen Querschnitten (Fig. 22 und 23) sieht man zunächst unregelmässige Spalten und Lücken, welche Zwischenräumen zwischen den Zellen entsprechen. Die Zellen sind aber nur ganz ausnahmsweise auf allen Seiten von einem Spaltraum umgeben, sodass sie vollständig frei und isoliert liegen. Meistens stossen sie mit einem Teil ihres Umkreises an Nachbarzellen an, ohne dass es möglich wäre, an diesen Stellen die Grenzen zwischen ihnen wahrzunehmen. Man erkennt aber doch soviel, dass die Zellen auf dem Querschnitt, jedenfalls häufig, nicht rund (also nicht einfach spindelförmig) sein können, sondern eine unregelmässig eckige Querschnittsform besitzen müssen.

Der Sehnenquerschnitt erscheint nun ferner wie übersät mit schwarzen Punkten; diese Punkte sind die quergetroffenen Chondrioconten. Die Punkte liegen zum Teil im Innern der Zellen, zum andern Teil aber auf ihrer Oberfläche, welche die eben erwähnten Lücken und Spalten begrenzt.

Auf dieser Oberfläche sind aber ausserdem rote Punkte sichtbar, welche, wenn sie zuerst auftreten, den gleichen oder

auch einen etwas kleineren Durchmesser haben wie die Chondrioconten; in Fig. 22 sind auf dem ganzen Querschnitt nur erst sehr wenige, in Fig. 23 aber bereits eine grosse Menge davon vorhanden. Diese roten Punkte sind Querschnitte von jungen Bindegewebsfibrillen. Bei einigem Suchen findet man ausser Fibrillenquerschnitten, welche auf der Zelloberfläche gelegen sind, stets solche, welche wie von aussen in das Protoplasma hineingedrückt erscheinen. Mitunter kann man auch einen Bindegewebsfaserquerschnitt beobachten, welcher seine Lage mitten im Protoplasma zu haben scheint; es zeigt sich aber meistens, dass die Stelle, an welcher er liegt, sehr wohl der Grenze zwischen zwei Zellen entsprechen könnte. Noch andere Fibrillenquerschnitte, besonders dickere, liegen frei in den Spalten und Lücken des Sehnenquerschnitts.

Was nun die Deutung der beschriebenen Bilder anlangt, so bleibt meiner Meinung nach nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass die Bindegewebsfibrillen aus Chondrioconten hervorgehen. Die Chondrioconten werden zunächst epicellulär. Sie ändern dann ihre chemische Beschaffenheit, indem sich ihre Substanz in eine solche umwandelt, welche weder durch Eisenhämatoxylin noch durch Fuchsin färbbar ist. Auf diesem Stadium treten diejenigen von ihnen, welche in einer Reihe liegen, untereinander mit ihren Enden in Verbindung. An der Bildung einer Fibrille beteiligen sich zahlreiche Zellen (alle diejenigen, denen ihr Verlauf fest anliegt), indem jede einen Fibrillenabschnitt liefert. Die Fibrillen ändern dann zum zweiten Mal ihre chemische Beschaffenheit, indem sie eine intensive Färbbarkeit für die Collagenfarbstoffe gewinnen. Schliesslich werden sie von den Zellen frei und kommen in den Spalträumen zwischen ihnen zu liegen.

Zugunsten obiger Annahme spricht folgendes. Die jungen Fibrillen treten in ganz derselben epicellulären Lagerung auf, welche die Chondrioconten vorher angenommen haben. Fibrillen, die in die Protoplasmaoberfläche eingedrückt erscheinen, haben sich wahrscheinlich im Anschluss an Chondrioconten gebildet, die etwas stecken geblieben sind. Wenn die Chondrioconten nichts mit der Fibrillenbildung zu tun haben, weswegen werden sie dann epicellulär? Und zwar genau zu einem Zeitpunkt, welcher der Fibrillenbildung kurz vorhergeht oder mit der

Fibrillenbildung zusammenfällt. Die Dicke der jungen Fibrillen ist ferner annähernd die gleiche wie diejenige der Chondrioconten: dass die letzteren vielfach etwas dicker sind, ist wahrscheinlich auf Reagentienwirkung (vergl. oben S. 151) zurückzuführen.

Hierzu kommt noch, dass ein anderes Bildungsmaterial für die Fibrillen auch bei Anwendung anderer Fixierungen und Färbungen nicht erkennbar ist.

Allerdings ist die Kette der Beweise insofern nicht geschlossen, als in den Figuren die Chondrioconten als getrennte Fadenstücke, die jungen Bindegewebsfibrillen dagegen von vornherein kontinuierlich erscheinen. Letztere Tatsache ist meines Erachtens so, wie ich es oben versucht habe, zu erklären, dass die Chondrioconten ihre Verbindung auf einem Stadium bewerkstelligen, auf welchem sie infolge ihrer veränderten chemischen Beschaffenheit durch die angewandte Methodik nicht darstellbar sind. Diese Annahme hat nichts unwahrscheinliches, wenn man bedenkt, dass der bisherigen Technik auch die unveränderten Chondrioconten verborgen geblieben waren.

Gleich von ihrem ersten Auftreten an zeigen die Bindegewebsfibrillen, wie gesagt, einen wellenförmigen Verlauf (Fig. 18 und 19). Dieser kann in der Folge sogar noch stärker werden (Fig. 20). Er ist offenbar der Ausdruck davon, dass die Bindegewebsfibrillen von Anfang an ein starkes Längenwachstum entfalten, mit welchem das Längenwachstum der gesamten Sehne zunächst nicht Schritt zu halten vermag.

Gleichzeitig macht sich eine immer beträchtlicher werdende Dickenzunahme der Fibrillen bemerklich. Diese ist nicht etwa durch Neubildung von den Zellen aus zu erklären, sondern beruht auf einem selbständigen Wachstum der Fibrillen. Zwar treten anfangs noch Nachschübe neuer Fibrillen auf, wovon man sich am besten an Querschnitten überzeugt; man vergleiche Fig. 25, Querschnitt durch die Mittelfusssehne eines 12tägigen Embryos. Diese werden aber immer spärlicher und haben in Fig. 26 (von einem 14tägigen Embryo) schon fast ganz aufgehört. Ausserdem verschmelzen die neugebildeten Fibrillen nicht mit den schon vorhandenen, sondern bleiben selbständig.

An den Querschnitten der Fig. 25 und 26 fällt fast noch mehr als früher (Fig. 22—24) die sehr unregelmässige Querschnittsform der Zellen auf, welche mir zu zeigen scheint, dass die be-

kannte „Flügelform“ derselben in der erwachsenen Sehne jedenfalls nicht so ausschliesslich, wie bisher angenommen wurde, ein Produkt der Fibrillen ist.

Bald nach dem 14. Tag beginnt bei den Sehnen des Mittelfusses eine Septierung aufzutreten; bei einzelnen Sehnen ist sie schon früher vorhanden.

Die Massenvermehrung der collagenen Substanz in den Sehnen des Mittelfusses beruht von jetzt an ausschliesslich auf eigener „formativer Tätigkeit“ der Fibrillen. Dementsprechend sieht man nirgends mehr weder Chondrioconten noch junge Fibrillen auf der Zelloberfläche liegen; man vgl. Fig. 27, welche einen Teil eines Querschnitts durch eine Mittelfusssehne eines 19tägigen Hühnerembryos darstellt. Wenn jemand ausschliesslich die Mittelfusssehnen von mehr als 14tägigen Hühnerembryonen studieren würde, wäre es ihm unmöglich, überhaupt irgendwelche Anzeichen von cellulärer Fibrillenbildung zu entdecken.

Bemerkenswert ist noch, dass die Zellen, nachdem sie die Produktion von Fibrillen eingestellt haben, eine starke Grössenzunahme erfahren (Fig. 27).

Die gleichen Bilder, welche ich hier für die Fibrillenbildung in der Sehne beschrieben habe, findet man auch im übrigen embryonalen Bindegewebe, abgesehen davon, dass der Verlauf der jungen Fibrillen an den übrigen Stellen ausser in den Aponeurosen und im Periost kein so stark welliger ist.

B. Literatur.

1. Literatur über Sehnenentwicklung.

Bei der Zusammenstellung der bisherigen Literatur über Sehnenentwicklung habe ich mich auf die neueren Arbeiten (seit 1871) von Rollet, Boll, Lwoff, Mall und Merkel beschränkt. Auch aus diesen gebe ich nur die tatsächlichen Befunde wieder und übe Kritik nicht überall, wo ich mit den Autoren in Konflikt komme, sondern nur stellenweise, wo es mir nötig erscheint.

Nach Rollet (1871, S. 65 u. 66) sieht man bei den Sehnen junger Embryonen anfangs dicht gedrängt liegende rundliche Bildungszellen. Diese Zellen verlängern sich darauf in der Richtung der Längenachse der Sehne und ebenso strecken sich ihre Kerne. Die in die Länge gewachsenen Zellen

scheinen aus einer stärker lichtbrechenden Substanz gebildet als die ursprünglichen Zellen und sind leichter zu isolieren. Eine helle, glatte Zwischensubstanz, wie sie bei der Bildung des Bindegewebes im Netze der Fibrillenanlage vorausgeht, ist hier niemals zu sehen. Es treten vielmehr sehr frühe anfangs spärlich, später zwischen den immer mehr verlängerten und besser begrenzten und verschmächtigten Zellen immer zahlreicher die feinen, glatten, völlig homogenen und durchsichtigen Fibrillen auf. Solche lassen sich durch Zerzupfen schon isolieren, wenn die Zellen noch verhältnismässig wenig gestreckt sind und sind häufig über die ganze Länge des herausgeschnittenen kleinen Sehnenstückchens hin in continuo zu verfolgen. Sind die Zellen länger geworden — und sie verlängern sich absolut sowohl als relativ zu ihrer Breite, während die letztere absolut kleiner wird — dann hat auch die Zahl der Fibrillen schon bedeutend zugenommen. Diese sind wieder über die ganze Sehne hin ununterbrochen zu verfolgen, also über eine ganze Reihe von Zellen hinlaufend. Endlich sind zwischen einer grösseren Anzahl der neugebildeten Fibrillen schmächtigere, an ihren Enden lang und fein ausgezogene Spindeln enthalten, dieselben lassen sich leicht isolieren, ihre feinen Enden schmiegen sich ebenfalls innig an die Fibrillen an. Es gelingt aber auch hier bei gehöriger Ausdauer, sich von der Unabhängigkeit beider zu überzeugen und zahlreiche Fibrillen vollständig glatt, homogen und ohne die Andeutung irgend eines Knotens von dem einen Ende der Sehne bis zum andern zu verfolgen. Das letzte ist, wie gesagt, schon möglich, wenn die Zellen noch verhältnismässig breit und kurz sind. Unter mächtiger Zunahme der Fibrillen und Auseinanderrücken der Zellen, die sich mehr und mehr verschmächtigen, geht die Entwicklung weiter.

Boll (1872), welcher ebenso wie Rollet, wenn auch in anderer Weise als dieser, für die celluläre Entstehung der Bindegewebsfibrillen eintritt, findet, dass die genetischen Beziehungen der Zellen zu den Fibrillen allerdings speziell bei der Sehne schwierig nachzuweisen seien.

Nach Boll präsentiert sich eine in toto unter das Mikroskop gebrachte Sehne aus der unteren Extremität eines Hühnerembryo als ein regelmässiger Strang feinfibrillären, lockigen Bindegewebes, in welchen ovale Kerne eingebettet sind. Um die Kerne ist nur selten eine Andeutung des Protoplasma in Gestalt einer körnigen Anhäufung nachzuweisen: in der Mehrzahl der Fälle erscheinen sie einfach nackt. Wenn man jedoch abgeplattete Sehnen auswählt und sie bei stärkerer Vergrösserung untersucht, gelingt es nach Boll festzustellen, dass die Zellen an ihren beiden Enden, der Achse der Sehne parallel, sich ausfasern und durch die Fibrillen mit den anstossenden Zellen zusammenhängen.

Die von verschiedenen Zellen gebildeten Fibrillenabschnitte verschmelzen zu einer einzigen Fibrille. Jedenfalls vermag sich Boll nur unter dieser Annahme das folgende Faktum zu erklären: zerzupft man eine Sehne aus einem etwas weiter vorgeschrittenen Entwicklungsstadium parallel der Längsachse, so erhält man nicht selten Fibrillenbündel, welche von einer Reihe von Zellen bedeckt werden, ohne dass sich auf dieser Strecke eine einzige freie Endigung einer Fibrille nachweisen liesse.

An solchen Zupfpräparaten sieht man ferner die mit dem Fibrillenbündel noch in genetischem Zusammenhang stehenden Zellen diesem einseitig aufliegen. Boll glaubt daher annehmen zu müssen, „dass von seiten der Zellen der Sehne die Bildung der Fibrillen wesentlich nach einer Seite und nach einer Richtung hin erfolgt ist“ (man vergleiche hierzu die Kritik von Lwoff).

Nach Boll soll anfangs (bis zum 14. Tage) eine vollständige Kontinuität zwischen dem Fibrillenbündel und den aufliegenden Zellen bestehen: „es gelingt nicht durch irgendwelche mechanische oder chemische Behandlungsmethode die Zellen von dem Fibrillenbündel abzulösen. Ein Versuch, die Zellen zu isolieren, wird jedesmal auch das ganze Fibrillenbündel zerstören. Wenige Tage später, gewöhnlich nicht vor dem Anfang des 18. Tages (mitunter auch schon mit dem 16. Tage), gelingt es jedoch, die Zellen von der Oberfläche der Fibrillenbündel, mit denen die Zellsubstanz nun nicht mehr in genetischem Zusammenhang steht, abzuheben; es stellen dieselben jetzt flache, unregelmässig rechteckige und rhomboidische Zellen dar, die der Oberfläche der Fibrillenbündel aufliegen.“

Lwoff (1890, S. 204) konnte in der Sehne eines 5 cm langen Schafembryo dicht aneinanderliegende Zellen mit ovalen Kernen unterscheiden. Ausserdem lässt sich in der Masse eine längliche Streifung bemerken. Wenn man das Präparat etwas zerzupft, so kann man sehen, woher diese Streifung rührt. Die an beiden Enden in lange, sehr feine Ausläufer ausgezogenen Zellen sind in länglichen Reihen gelagert; diese sind allseitig mit feinen, parallellaufenden Fibrillen umhüllt. Lwoff kann daher mit Boll nicht übereinstimmen, wenn dieser sagt, dass in der Sehne die Zellen nicht in der Mitte des Fibrillenbündels, sondern auf deren Oberfläche sich befinden.

Im Lauf der weiteren Entwicklung scheinen die Fibrillen in jedem Bündel sich nach Lwoff dichter und inniger aneinander zu legen. Bei einem 16 cm langen Schafembryo konnte er schon dichte Bündel sehen, die nur noch eine feine (auf ihre Zusammensetzung aus fest aneinander liegenden Fibrillen hinweisende) Längsstreifung zeigten. Gleichzeitig werden die Zellkörper mehr und mehr verschmächtigt; erst bei ausdauerndem Zupfen gelingt es, die dünnen spindelförmigen Zellen zu isolieren; Lwoff glaubt, dass die Bindegewebskörperchen der erwachsenen Sehne auch nichts anderes sind, als die Reste der Bildungszellen, die in den Bündeln geblieben sind.

Dass Hand in Hand mit der Fibrillenzunahme eine „Verschmächtigung“ der Zellen einhergeht, wie ausser Lwoff auch

Rollet angibt, muss ich entschieden in Abrede stellen; ich finde im Gegenteil, dass die Zellen und ihre Kerne vom Beginne der Fibrillenbildung an erst langsam, später rasch grösser werden.

Mall (1891, S. 325) beschränkt sich auf eine kurze und nicht zutreffende Bemerkung: „Die Fasern einer kleinen in der Entwicklung begriffenen Sehne findet man niemals in der Verbindung mit Zellen, aber sie nehmen an Zahl zu und werden länger".

Merkel (1895, S. 43) findet in der Sehne die entstehenden Fasern der Oberfläche der Bildungszellen dicht anliegen; „man versteht", sagt er, „bei ihrer Betrachtung sehr wohl die Beschreibungen, nach denen die Bindegewebsfibrillen direkte Abkömmlinge der Zellen sind". Jedoch vermochte er keine Tatsachen ausfindig zu machen, welche eine direkte Umwandlung des Zellprotoplasmas in fibrilläre leimgebende Substanz als einzige Deutung zulassen. Vielmehr muss er annehmen, dass durch die Tätigkeit der Zellen eine Substanz ausgeschieden wird, welche dann fibrillär zerfällt.

Während es Merkel aber damals nicht gelingen wollte, eine derartige Substanz nachzuweisen, ist ihm dies, wie er sagt, neuerdings (1909, S. 374) mit Hilfe der heute zur Verfügung stehenden Methoden geglückt. Auch diese lassen in den ersten Stadien das Zellprotoplasma noch so hell erscheinen, dass sein Nachweis grosse Aufmerksamkeit erfordert. „In den Zwischenräumen zwischen den Zellen aber findet man eine mit Mallory sich blau färbende Substanz, welche bei ihrem Erscheinen eine Struktur nicht erkennen lässt. Zu ihrem Nachweis wurden die distalen Teile der Extremitäten und des Schwanzes von 30 mm langen Schweinsembryonen benutzt. Im Anfang umgibt sie die Zellen in einer zusammenhängenden Masse; diese sind in sie gleichsam eingegossen." Sehr bald aber häuft sich die in Rede stehende Substanz hier in etwas grösserer, dort in etwas geringerer Menge an und formiert sich schliesslich zu Fasern von rundlichem Querschnitte.

Hierzu möchte ich schon an dieser Stelle bemerken, dass ich die Malloryfärbung ebenfalls an Material, welches teils in Flemmingschem, teils in Zenkerschem Gemisch fixiert war, in Anwendung gebracht habe, dass ich aber von einer formlosen Substanz, welche den Bindegewebsfasern Entstehung gibt, nichts

habe wahrnehmen können. Der Vorwurf, welchen Merkel (1909, S. 371) gegenüber Lwoff erhebt, dass seine Beobachtungen zu einer Zeit eingesetzt hätten, in welcher die Fibrillenbildung bereits beendet sei, trifft mir gegenüber jedenfalls nicht zu.

2. Literatur über Entstehung der Bindegewebsfibrillen im allgemeinen.

a) Aus der älteren Literatur von Schwann bis Flemming.

Der Streit über die Herkunft der collagenen Fibrillen bezog sich bekanntlich lange Zeit hindurch auf die Frage, ob sie sich aus dem Protoplasma der Bindegewebszellen oder ohne Beteiligung der letzteren in der Intercellularsubstanz bilden.

Der erste Autor, welcher sich überhaupt mit der Frage beschäftigt hat, Th. Schwann (1839), liess die collagenen Fibrillenbündel sowie auch die elastischen Fasern durch Auswachsen und Umwandlung embryonaler Zellenleiber entstehen.

Ebenfalls für die celluläre Entstehung trat M. Schultze ein, dessen Ansicht, wie sie uns durch seinen Schüler Boll (1872, S. 36) übermittelt wurde, dahin ging, dass das Protoplasma der Embryonalzellen die Fibrillen auf seiner Oberfläche und aus seiner Substanz vermöge seiner formativen Tätigkeit bildet. „Ebensowenig der Natur entsprechend, wie wenn wir sagen wollten: Protoplasma wandle sich in Cellulose, in Stärke, in Fett usw. um, kann von einer direkten und unmittelbaren Umwandlung des Protoplasma in Fibrillensubstanz die Rede sein. Vielmehr ist auch die Fibrillensubstanz ebensowohl wie jene eben genannten Substanzen Cellulose, Fett, Stärke, etwas Neues, durch die formative Tätigkeit des Protoplasma Gebildetes."

Boll (1872) neigt selbst dieser Grundanschauung seines Lehrers ebenfalls zu, kommt aber bei einem Versuch, sie durch Beobachtung zu erweisen, im wesentlichen auf die Schwannsche Ansicht zurück, nach welcher Zellenausläufer zu Fibrillen auswachsen oder sich in Fibrillen auffasern.

Eine Schilderung, die mehr der Voraussetzung von M. Schultze entspricht, gab Rollet (1871 und 1872). 1871 (S. 61 u. folg.) untersuchte er die Entwicklung des Netzes und der Sehnen und gelangte dabei zu dem Resultat, dass mit Beginn der Fibrillenbildung eine „grössere Menge von homogener Sub-

stanz" auftritt, auf deren Kosten die Fibrillen durch eine Art Prägung entstehen; diese homogene Substanz betrachtet er nicht als Intercellularsubstanz, sondern lässt sie aus einer Metamorphose des Protoplasmas hervorgehen.

Später sprach sich Rollet noch bestimmter zugunsten der Ansicht aus, dass die Bindegewebsfibrillen der Zellsubstanz ihre Entstehung verdanken. Wir sehen, heisst es bei ihm (1872, S. 264), in der Nabelschnur und in der Sehne „Fibrillen sich bilden in den äusseren Teilen der Bildungszellen". „Eine Umbildung schreitet successive von aussen nach innen vor, welche unmittelbar mit der Fibrillenbildung einhergeht. Wie viele Eigenschaften des ursprünglichen Protoplasma jene Teile der Zellen noch an sich tragen, welche die Fibrillen bilden, und wie sie allmählich übergehen in das um den Kern gelagerte nicht veränderte Protoplasma, das sind Fragen, für deren Entscheidung uns bis jetzt noch wenig Mittel zur Verfügung stehen." — Auch im grossen Netz müssen die Bedingungen für die Entstehung der Fibrillen in gleicher Weise wie in der Nabelschnur und in der Sehne realisiert sein.

Die gleiche Meinung vertritt auch Rollets Schüler, Lwoff (1890), welcher die Bindegewebsfibrillen „auf der Oberfläche der Bildungszellen aus dem Zellprotoplasma" durch eine „Differenzierung der Oberflächenschichte" entstehen lässt.

Eine neue und wichtige Wendung nahm die Lehre von der cellulären Entstehung der Bindegewebsfibrillen 1891 durch eine Arbeit von Flemming, welcher ebenso wie Rollet und Lwoff die Schwannsche Lehre verwirft, die Bildung der Fasern aber nicht wie diese auf der Oberfläche des Zelleibs, sondern in den peripheren Schichten desselben vor sich gehen lässt; und zwar ist es ihm am wahrscheinlichsten, dass die Fäserchen „aus der Faserstruktur der Zellsubstanz selbst entstehen, indem diese sich teilweise zu parallelen Fibrillen streckt und sich dabei umformt" (1891, S. 221).

Die Ansicht, dass die Bindegewebsfasern in der Intercellularsubstanz ohne Beteiligung der Zellen entstehen, war lange Zeit die allein herrschende. Sie wurde zuerst von Henle (1841) vertreten, welcher die Fibrillen in einer Intercellular- oder „Grund"substanz auftreten liess, welche, der

damaligen Anschauung entsprechend, von vornherein zwischen den Zellen vorhanden sein sollte. Nachdem jedoch die Intercellularsubstanz durch M. Schultze und L. Beale ihrerseits als celluläres Produkt erkannt war, musste wenigstens eine indirekte Teilnahme der Zellen an der Entwicklung der Fibrillen zugegeben werden; man vergleiche Ranvier (1875, S. 410). Die neueren Vertreter einer „freien" Fibrillenbildung aber fassen die Intercellularsubstanz entweder direkt als metamorphosiertes Protoplasma auf oder nehmen an, dass die Zellen eine von der Intercellularsubstanz verschiedene formlose Substanz produzieren, in welcher sich secundär Fibrillen differenzieren.

Man muss demnach sagen, dass von der alten Lehre der extracellulären Entstehung heute nur noch herzlich wenig oder fast gar nichts mehr übrig ist. Aber auch die Meinung, dass die Fibrillen durch Umwandlung von Protoplasmafortsätzen entstehen, ist in der letzten Zeit nur noch selten (von Zachariadès und v. Szily) vertreten worden.

Die Frage, die seit 1891 im Vordergrund steht, ist vielmehr diese: Sind die Bindegewebsfibrillen Umbildungen einer cytoplasmatischen Struktur, wie Flemming und mit ihm Reinke, Waldeyer, Spuler, Studnička, Hansen, Spalteholz und andere annehmen? Oder bilden sie sich, wie die Mehrzahl speziell der neueren Autoren, Merkel, v. Ebner, Mall, Retterer, Renaut, Laguesse, Bruni, glauben, secundär aus ungeformter Substanz? Sei es nun, dass diese, wie schon Rollet und Lwoff meinten, durch Differenzierung einer Oberflächenschicht der Bindegewebszellen entsteht oder dass sie von den Zellen nach Art eines Sekrets oder einer „Cuticularbildung" abgeschieden wird.

b) Neuere Literatur von Flemming bis heute.

α) Die Bindegewebsfibrillen entstehen durch Umwandlung von Protoplasmafortsätzen (Zachariadès, v. Szily).

Zachariadès (1898, 1, S. 490 und 491) fand in dem gallertartigen Bindegewebe, das beim Frosch in der Kniegegend unter der Aponeurose des m. triceps femoris gelegen ist, grosse Zellen mit stark körnigem Protoplasma, von denen sehr zahl-

reiche Fortsätze ausgehen. Diese Fortsätze teilen sich wiederholt und anastomosieren entweder miteinander oder mit den Fortsätzen benachbarter Zellen. In einer bestimmten Entfernung von der Zelle ordnen sie sich und nehmen einen geradlinigen Verlauf an; gleichzeitig ändern sie ihr Lichtbrechungsvermögen; sie färben sich anfangs noch stellenweise, in weiterer Entfernung von der Zelle aber nirgends mehr. Auf diese Weise wandeln sie sich in Fibrillen um, welche sich aneinander legen, um Bündel zu bilden; jedoch können sie auch zunächst vollkommen isoliert bleiben und erst nach sehr langem Verlauf ein entferntes Bündel verstärken.

Zachariadès hält es für wahrscheinlich, dass dieser Entwicklungsmodus derjenige der Bindegewebsfibrillen im allgemeinen sei. Davon kann nun aber nach meinen Beobachtungen keine Rede sein; ich finde vielmehr wie eine grosse Anzahl anderer Autoren, dass die Fibrillen sich auf der Oberfläche der Zellen und der Zellausläufer bilden.

Zu obigem macht Zachariadès (1898, 2, S. 214) noch folgenden Zusatz: Man sieht mitunter Zellfortsätze, die, an einer oder mehreren Stellen hintereinander, spindelförmig verdickt sind und solche, die keulenförmig endigen. Diese Verdickungen färben sich wie Protoplasma und zeigen zuweilen eine Art Kern. Zachariadès versucht diesen Befund zu deuten, indem er sich vorstellt, dass die Fortsätze der Bindegewebszellen, um Fibrillen von beliebiger Länge bilden zu können, imstande seien, Protoplasmabruchstücke anderer ähnlicher Zellen in sich aufzunehmen, denen sie auf ihrem Wege begegnen.

An derselben Stelle (1898, 2, S. 214 u. 215) beschreibt Zachariadès noch einen etwas anderen Modus der Fibrillenbildung, welchen er an den Zellen des gallertigen Bindegewebes unter dem Sesambein der Achillessehne des Frosches beobachtet hat. Diese Zellen sind länger als breit, ihre Längsachse liegt der Richtung der Fibrillen, denen sie Entstehung geben, parallel. Sie besitzen zweierlei Arten von Fortsätzen: die einen, lateralen, sind membranförmig und teilen sich wiederholt; die anderen, longitudinalen sind fadenförmig und von ausserordentlicher Länge; sie gehen entweder vom Zellkörper oder von den seitlichen Fortsätzen und zwar von longitudinal verlaufenden Leisten ab. Man beobachtet nun nach Zachariadès, dass die Leisten mit den von ihnen entspringenden longitudinalen Fortsätzen sich von den Zellkörpern und ihren seitlichen Fortsätzen loslösen; es hat durchaus den Anschein, dass sie sich in Fibrillen umwandeln.

v. Szily (1908) beschreibt, dass „die faserigen Elemente des embryonalen Bindegewebes, die sogenannte fibrilläre Zwischensubstanz des Mesenchyms, nicht von den Zellen selbst gebildet,

sondern schon an Ort und Stelle vorgefunden" werden; wobei er unter „embryonalem Bindegewebe" das Zellsyncytium des Mesenchyms und unter den „faserigen Elementen" oder der „fibrillären Zwischensubstanz" desselben die Zellausläufer versteht, durch welche die Mesenchymzellen wenigstens teilweise zusammenhängen. Überall dort, wo in frühen Stadien die epithelialen Zellschichten der embryonalen Organanlagen durch kleinere oder grössere Zwischenräume voneinander getrennt sind, kommt es nach v. Szily zunächst zur Ausbildung feiner Intercellularbrücken bezw. von anastomosierenden Protoplasmafortsätzen. „Ist der Spaltraum eng, so stellen diese Verbindungen nichts anderes dar als protoplasmatische Zusammenhänge der gegenüberliegenden Zellen. In dem Maße, als sich der Spaltraum verbreitert, verlängern sich diese Fortsätze, bekommen zahlreiche Seitenäste und bilden auf diese Art ein Fasergerüst" (S. 727). Dieser Zustand des „zellfreien faserigen Stützgewebes" verändert sich nun überall auf die gleiche typische Art durch das Auftreten von Mesenchymzellen, welche in das Fasergerüst hineinwandern und mit den Fasern in innige Verbindung treten. „Aus dieser Verbindung entsteht das embryonale Bindegewebe mit seinen beiden Komponenten: Mesenchymzelle und fibrilläre Zwischensubstanz. — Die neu hinzutretenden Zellen sorgen für die Ernährung und das Wachstum der sich von ihrem Mutterboden loslösenden Fasern" (S. 742).

Ich selbst habe im vorigen Jahre (1908, S. 837) bei einem Hühnerembryo von ca. $2^1/_2$ Tagen zwischen Cutisblatt und Epidermis ein von Zellfortsätzen gebildetes zierliches Gerüstwerk, wie es v. Szily schildert, ohne Kenntnis seiner im selben Jahr erschienenen Arbeit beschrieben und in Fig. 31 abgebildet. Ich stimme v. Szily darin bei, dass ähnliche Gerüstwerke im embryonalen Körper verbreitet sind, und habe auch an der genannten Körperstelle selbst beobachtet, dass in das Gerüstwerk später Mesenchymzellen einwandern. Dass aber die Gerüstbalken sich alsdann von ihrem Mutterboden loslösen und sich mit den eingewanderten Mesenchymzellen verbinden, betrachte ich nicht, wie v. Szily, als „über allem Zweifel erhaben", sondern als irrtümlich. Ich nehme meinerseits an, dass dieses protoplasmatische Gerüstwerk in den meisten Fällen hinterher rückgebildet wird und dass sich an seiner Stelle das „Zellsyncytium des

Mesenchyms" etabliert, welches von den eingewanderten Zellen seinen Ausgang nimmt. Wenn die Anschauung v. Szilys richtig wäre, dass das Syncytium durch eine „Vermischung von Zellen und Fasern" entsteht, so müsste dem Auftreten desselben an allen Stellen die Bildung eines derartigen Gerüstwerks vorausgehen, was aber keineswegs der Fall ist, z. B. nicht in den Extremitäten.

Ein derartiges Netzwerk, wie das von v. Szily und mir beschriebene, mag man mit einem gewissen Recht, wie es v. Szily tut, als „zellfreies embryonales Stützgewebe" bezeichnen können. Jedoch sollte man auf alle Fälle vermeiden, dieses „Stützgewebe" als „fibrillär" und die Balken desselben als Fibrillen anzusprechen; ebenso wie man die Ausläufer der Mesenchymzellen nicht als Fasern schlechthin oder gar als „fibrilläre Zwischensubstanz" bezeichnen sollte. Denn mit Bindegewebsfibrillen haben diese Protoplasmafortsätze nicht das geringste zu tun[1]). v. Szily allerdings scheint dies zu glauben; denn er „skizziert" in seiner Arbeit kurz „die Entwicklung unserer Kenntnisse von der Histiogenese des collagenen Bindegewebes", damit seine Befunde „in den Rahmen dieser Forschungen eingefügt werden" könnten (S. 706); ferner schreibt er z. B. S. 729, dass, nachdem innerhalb des Syncytiums die ersten Anlagen der Blutgefässe und der Gruppe der Stützsubstanzen sich ausgebildet hätten, „das Vermögen, kollagene Fasern zu bilden", „an die sich nicht in spezieller Richtung (Knorpel, Knochen etc.) umwandelnden Zellen des postembryonalen Bindegewebes überginge".

β) Die Bindegewebsfibrillen sind Umbildungen einer cytoplasmatischen Struktur (Flemming, Reinke, Waldeyer, Spuler, Studnička, Hansen, Spalteholz u. a.).

Meine eigene Ansicht von der Entstehung der Bindegewebsfasern steht derjenigen Flemmings am nächsten; jedoch vermag ich ihm bezüglich der Deutung, welche er seinen Befunden gibt, nicht beizustimmen.

Flemming (1891) beobachtete an jungen Bindegewebszellen aus dem parietalen Bauchfell der Salamanderlarve und an

[1]) Jedoch enthalten sie, wie ich 1908 S. 837 beschrieben habe, Chondrioconten, welche sich vielleicht ihrerseits, wenigstens stellenweise, in Bindegewebsfibrillen umbilden könnten.

ihren Fortsätzen eine feine Streifung, „die ohne Zweifel der Anlage von collagenen Fibrillen entspricht“. An ruhenden Zellen kann man noch darüber zweifelhaft sein, ob diese Streifung in den Zelleibern oder eben noch daneben liegt. Dagegen wird nach Flemming jeder Zweifel beseitigt, wenn man sich teilende Zellen untersucht, bei denen eine Verdickung des Zellkörpers und eine eigentümliche Veränderung desselben eintritt, welche die in ihm enthaltenen Strukturen stärker sichtbar macht. Betrachtet man nun solche Zellen des Bindegewebes, am besten recht grosse, wie sie sich z. B. im Bauchfell oder der Lunge jüngerer Larven von etwa 3 cm Länge finden, so sieht man in der Zellsubstanz nicht bloss die Fäden der Polstrahlung und die mit ihnen in Zusammenhang stehenden, netzig erscheinenden Fadenwerke in scharfer Färbung hervorgehoben, sondern daneben zahlreiche Fasern, ebenso tingiert, von bald geradem, bald welligem Verlauf, in der Längsrichtung der Zelle und ihrer Ausläufer angeordnet. Diese Fasern, die „gerade so aussehen wie die der gesamten collagenen Faserung des Gewebes“ (S. 221), sind sicher noch im Zellkörper gelegen; denn sie erscheinen bei derselben Einstellung, bei der man auch die Fasern der Polstrahlung sieht.

Flemming möchte nun aber — offenbar wegen der Bilder, welche die Zellen im Ruhezustand bieten — keineswegs annehmen, dass die Fibrillen sich überall im ganzen Zellkörper bilden; es erscheint dies vielmehr nach ihm nur im peripheren Teil (am Bauchfell nur einseitig) zu geschehen; jedenfalls aber fällt die Anlage der Fasern noch in den Bereich des Zellenleibes.

Was die Art und Weise anlangt, wie die Fasern sich bilden, so lässt Flemming in seiner ersten Arbeit (1891) unentschieden, ob sie, „woran man wohl zunächst denken wird, aus der Faserstruktur selbst entstehen, indem diese sich teilweise zu parallelen Fibrillen streckt und sich dabei chemisch umformt, oder indem die letzteren, an diesen sich streckenden Fadenwerken entlang, aus der Interfilarmasse geprägt werden, was ja immerhin auch möglich bleibt“. In einer späteren Arbeit dagegen aus dem Jahre 1897 kommt er auf die letztere Möglichkeit nicht wieder zurück, sondern nimmt an, dass die Fibrillen sich durch eine „Umprägung der Fadenstruktur“ des Protoplasmas bilden.

Zu dieser Darstellung Flemmings habe ich folgendes zu bemerken. Die von Flemming beschriebenen intracellulären

Fibrillen werden von ihm selbst als Bindegewebsfasern bezeichnet. Nun erlauben aber die von ihm bei seinen Arbeiten angewandten Färbungsmethoden nicht, junge Bindegewebsfibrillen einerseits und cytoplasmatische Fila oder Chondrioconten andererseits scharf zu unterscheiden. Ich bin nun meinerseits der Ansicht, dass die intracellulären Fibrillen Flemmings nicht Bindegewebsfasern, sondern Chondrioconten sind. Bindegewebsfasern können es deshalb nicht sein, weil solche niemals (auch nicht während der Mitose) im Innern, sondern stets auf der Oberfläche oder in der oberflächlichsten Schicht der Zellen gelegen sind. Andererseits habe ich mich an Schnitten durch den Schwanz der Salamanderlarve davon überzeugt, dass in den Bindegewebszellen dieses Tieres tatsächlich lange dünne Chondrioconten vorhanden sind.

Diese Fibrillen (Chondriconten) treten auch nicht erst, wie Flemming annimmt, in den Bindegewebszellen auf, entstehen nicht erst in ihnen durch eine „Umprägung“ aus der Filarmasse, sondern sie sind die Filarmasse selbst, welche von vornherein in den Zellen vorhanden ist. Dass es sich um rein protoplasmatische Fila handeln könnte, wurde von Flemming deshalb nicht in Betracht gezogen, weil er die irrtümliche Vorstellung hatte, dass die Filarmasse sich als ein feineres Fadenwerk noch daneben fände.

Aus dem eben Gesagten erklärt sich folgende weitere Differenz, welche ich mit Flemming habe. Ich lasse die Bildung der Bindegewebsfasern nicht, wie dieser, „im Bereich des Zelleibes“, sondern im allgemeinen auf der Zelloberfläche vor sich gehen. Mit Flemming stimme ich jedoch darin überein, dass ich sie von den Fila des Cytoplasmas ableite. Dies war allerdings sowohl bei Flemming als auch bei denjenigen Autoren, welche sich ihm angeschlossen haben, nur eine Annahme, während ich für mich in Anspruch nehmen möchte, Beobachtungen beigebracht zu haben, welche die Genese der Bindegewebsfibrillen aus Chondrioconten, wenn nicht beweisen, so doch jedenfalls im hohen Grade wahrscheinlich machen.

Reinke (1894), welcher die Befunde Flemmings über die Bildung collagener Fasern am Bauchfell der Salamanderlarve bestätigt hat, findet in den sich teilenden Zellen um die Teilungsfigur herum färbbare Körnchen; in den ruhenden Zellen sind sie nur bei sehr starker Färbung sichtbar. Reinke vermutet, dass

diese Körnchen das Material zum Aufbau der Fibrillen abgeben könnten. Flemming hat in seiner zweiten Arbeit (s. unten) gleichfalls das Vorhandensein dieser Körnchen in sich teilenden Bindegewebszellen konstatiert, steht aber der Ansicht, nach welcher sie das Material zur Bildung der Fibrillen abgeben, skeptisch gegenüber; er hält es vor der Hand für ganz möglich, dass diese Körnermassen aus dem Kern stammen. Benda (1899, 1) hat dann die Vermutung ausgesprochen, dass die Reinkeschen Körner Mitochondrien sein könnten. Ich selbst habe früher (1907, 2, S. 403 bis 404) ebenfalls daran gedacht, bin aber von dieser Meinung zurückgekommen, seitdem ich gefunden habe, dass die Bindegewebszellen der Salamanderlarve überhaupt keine Mitochondrien, sondern ausschliesslich Fäden, Chondrioconten, enthalten.

Waldeyer (1895, S. 757) hat beim Igel durch Anwendung des Ranvierschen Verfahrens (sucubtane Injektion von Farblösungen) Bilder gewonnen, die ihn veranlassen, sich in Bezug auf die vorliegende Frage auf die Seite Flemmings zu stellen.

Spuler (1896) fand bei einem Schafembryo in den Zellen der Nabelschnur eine körnige Masse, von welcher Fäden ausgehen, welche ihrerseits mit Bindegewebsfibrillen in Zusammenhang stehen. Ähnliche Bilder sah er auch im Amnion von Schafembryonen und im Nabelstrang und den Bauchdecken eines viermonatlichen menschlichen Embryo. Er kann seine Beobachtungen nur so deuten, „dass die Fibrillen im Protoplasma der Zellen gebildet und dann frei werden, indem sich dieses von ihnen zurückzieht". — Ich konstatiere demgegenüber, dass ich einen Zusammenhang zwischen Zellfäden und Bindegewebsfibrillen in dem von Spuler gemeinten Sinn, dass ein Zellfaden sich kontinuierlich in eine Bindegewebsfibrille fortsetzt, niemals beobachtet habe. Auch nehme ich nicht an, dass das Protoplasma sich von den Zellfäden zurückzieht, sondern lasse diese an die Zelloberfläche verlagert werden.

In einer Arbeit aus dem Jahre 1897 hat Flemming die Beschreibung der fibrillenbildenden Zellen des Salamanderbauchfells nach neuen Präparaten noch etwas spezieller gegeben. Sodann hat er, um die Ansicht Merkels zu widerlegen, welcher 1895 für eine intercelluläre Bildung der Bindegewebsfasern nach Untersuchungen hauptsächlich an der Nabelschnur eintrat, dieses

Gewebe gleichfalls kontrolliert, daneben aber auch das „Gallertgewebe“ in den Kiemenblättern und der Schwanzflosse von Salamanderlarven herangezogen. Bei dem letztgenannten Objekt sowohl wie in der Nabelschnur findet Flemming die Fibrillen zur Zeit, wo sie sich bilden, stets in oder dicht an den Zellkörpern und ihren Ausläufern gelagert; es scheint ihm daher auch hier kein Grund für die Annahme vorzuliegen, dass die leimgebenden Fasern intercellulär entstehen.

Ich selbst bin durch eigene Untersuchung des Gallertgewebes bei der Salamanderlarve zu dem Resultat gekommen, dass die Fibrillen, welche Flemming in den Zellen und ihren Ausläufern gesehen hat, keine Bindegewebsfasern, sondern (ebenso wie in den Zellen des Bauchfells) Protoplasmafäden oder Chondrioconten, immerhin also in Anbetracht dessen, dass es sich um Bindegewebszellen handelt, „Anlagen“ von Bindegewebsfasern sind.

Anders liegt die Sache hinsichtlich der Fibrillen der Nabelschnurzellen.

Bei letzterem Objekt hat Golowinski (1907) die Befunde Flemmings sowie die Deutung, welche er ihnen gegeben hat, in allen wesentlichen Punkten bestätigt. Er beschreibt (S. 212—213) „fibrillenartige Gebilde“, welche, stets dicht auf der Zelle liegend, von einer Zelle auf die andere, von einem Ausläufer auf den anderen, kontinuierlich über mehrere Zellen ziehen. „An Querschnitten sieht man, dass die Bindegewebszellen von einer ganz feinen und dünnen Grenzschichte überzogen sind, welche im Querschnitt als schmaler, dunkler Ring hervortritt, und auf dieser Grenzschichte liegen die Durchschnitte der Fasern, welche als regelmässige runde dunkle Punkte erscheinen, deren Fasernatur durch Drehen der Mikrometerschraube unschwer zu erweisen ist.“ Die epicelluläre Lagerung betont Golowinski besonders gegenüber Flemming, nach welchem die Fasern nicht nur „an“, sondern auch „in den Zellen und ihren Ausläufern“ liegen. Golowinski lässt aber ebenso wie Flemming die in Rede stehenden Fibrillen von den Zellen frei werden und sich in collagene Fasern umwandeln. Er macht ferner (S. 217) folgende Angaben über die Entstehung der von ihm sogenannten „präcollagenen“ Fasern: „Bevor die präcollagenen Fasern sichtbar werden, sind die Zellen mit zahlreichen, unzweifelhaft epicellulär liegenden Körnchen bedeckt, welche in Eisenhämatoxylin dieselbe Farbe annehmen wie die

präcollagenen Fasern selbst. Diese Körnchen sind zuerst unregelmässig auf der Oberfläche der Zellen verstreut, in der Folge aber stellen sie sich, vermutlich unter dem Einfluss der Zellen selbst, reihenweise ein, wobei sie wie die präcollagenen Fibrillen von einer Zelle auf die andere übergehen. Diese Körnchenreihen fliessen endlich zu den präcollagenen Fasern zusammen."

Ich habe (1907, 1) zu diesem letzteren Punkt vermutungsweise geäussert, dass die epicellulären Körnchen von Golowinski Mitochondrien sein könnten, „die demnach ursprünglich im Innern der Zellsubstanz gelegen wären". „Ich selbst habe", fuhr ich damals fort, „einstweilen auf Grund eigner Untersuchung des Nabelschnurbindegewebes konstatieren können, dass die präcollagenen Fasern von Golowinski die gleichen Färbungsreaktionen wie Chondrioconten geben"; ich meinte daher annehmen zu dürfen, dass sie mit solchen identisch seien.

Merkel (1909, S. 361), unter dessen Augen die Arbeit Golowinskis entstand, kann seine Angaben vollinhaltlich bestätigen, mit Ausnahme derjenigen, nach welcher die epicellulären Fasern sich in collagene Fasern umwandeln. An der Richtigkeit dieser Behauptung wurde er bei einer nochmaligen Durchsicht der von Golowinski zurückgelassenen Präparate zweifelhaft, weil Fasern, welche sich von der Zelle ablösen und frei werden (wie die von Golowinski in Fig. 2 gezeichnete), zu den grössten Seltenheiten gehören. Merkel muss seinerseits erklären, dass die fraglichen faserartigen Gebilde mit der Entstehung der collagenen Fasern nichts zu tun haben, ist vielmehr der Meinung, dass sie „der inneren Protoplasmastruktur angehören". „Es kommen einerseits Fibrillenbildungen, welche ihnen durchaus gleichen, in Zellen vor, die zur Bildung collagener Fasern nicht befähigt sind, wie z. B. in den glatten Muskelfasern des Darms von Salamanderlarven und in gewissen Epithelien, andererseits werden sie in Zellen vermisst, welche ganz zweifellos zur Bildung des collagenen Gewebes in nächster Beziehung stehen, wie z. B. im werdenden Bindegewebe des Kopfes und Schwanzes von Salamandra."

Ich habe mich selbst seit 1907 weiter mit den in Rede stehenden Fasern beschäftigt und will über die Resultate meiner Untersuchungen hier berichten.

Die Fasern liegen in der Tat, wie Golowinski angibt, niemals im Protoplasma, sondern stets auf der Zelloberfläche. Von einer besonderen „Grenzschicht", wie Golowinski sie beschreibt, auf welcher die Fasern ihren Platz haben, vermag ich allerdings nichts wahrzunehmen. Sie lassen sich durch die gleichen Methoden wie die Chondrioconten darstellen, sind aber nicht, wie ich früher glaubte annehmen zu dürfen, mit solchen identisch. Sie unterscheiden sich von Chondrioconten sowohl chemisch als morphologisch: chemisch z. B. insofern, als sie durch die Zenkersche Lösung, welche die Chondrioconten auflöst, konserviert werden; morphologisch dadurch, dass die Chondrioconten Fadenstücke sind und sich auch da, wo sie auf der Zelloberfläche liegen, niemals auf so weite Strecken über die Zellen und ihre Ausläufer erstrecken.

Chondriosomen habe ich in den Nabelschnurzellen des ausgetragenen Kindes überhaupt nicht aufgefunden; in denjenigen eines fünf- bis sechsmonatlichen Fetus dagegen sowohl Chondrioconten als auch zahlreiche Mitochondrien; letztere sind nicht zu verwechseln mit zum Teil viel grösseren Körnern und Schollen, welche durch die Fixierung mit Flemmingschem Gemisch gebräunt werden.

Über die Entstehung der epicellulären Fasern habe ich bisher nichts ausmachen können, möchte aber glauben, dass sie aus Chondriosomen hervorgehen; von solchen stehen, wie gesagt, in den Zellen jüngerer Nabelschnüre ausser Körnern jedenfalls auch Fäden (Chondriokonten) zur Verfügung; ich möchte daher bezweifeln, ob die Beschreibung Golowinskis, welcher die epicellulären Fibrillen ausschliesslich aus Körnern entstehen lässt. unbedingt richtig ist.

Mit Merkel stimme ich gegenüber Flemming und Golowinski darin überein, dass die epicellulären Fasern mit der Bildung von collagenen Fasern nichts zu tun haben, den Namen „präcollagene Fasern", welchen Golowinski ihnen gegeben hat, also nicht verdienen. Ich habe ebensowenig wie Merkel jemals beobachtet, dass die fraglichen Fasern sich von den Zellen loslösen. Aber auch Fasern anderer Art habe ich in den von mir untersuchten jüngeren Nabelschnüren, von denen die jüngste aus dem fünften Monat stammt, niemals von den Zellen frei werden sehen. Bilder, wie sie in dem Bindegewebe jüngerer Hühnerembryonen überall

reichlich vorkommen: durch die Kollagenfärbemethoden darstellbare Fasern, welche auf der Zelloberfläche gelegen oder in diese eingelagert sind, habe ich in den Nabelschnüren, die mir zur Verfügung standen, niemals aufgefunden. Daraus muss ich schliessen, dass eine Produktion von Bindegewebsfibrillen von den Zellen aus in der Nabelschnur mindestens vom fünften Monat an ebensowenig wie in älteren Sehnen stattfindet.

Was sind nun aber die epicellulären Fasern der Nabelschnurzellen? Ich vermag heute auf diese Frage zu antworten, dass sie mit den von Mallory (1903) sogenannten „Fibroglia"-fasern identisch sind. Der Gedanke an eine Identität beider Faserarten kam mir zuerst, wie ich die von Mallory (1904) auf Taf. VIII wiedergegebenen Figuren, besonders Fig. 2 betrachtete; als ich sodann die zur Darstellung der Fibrogliafasern empfohlenen Methoden auf die Nabelschnur anwandte, zeigte es sich, dass die Fibrillen der Nabelschnurzellen die gleichen Reaktionen wie Fibrogliafasern geben.

Unter dem Namen „Fibroglia"fasern hat Mallory 1903 Fasern beschrieben, welche von den Bindegewebszellen neben collagenen und elastischen Fasern produziert werden und welche sich verschieden von diesen, aber ähnlich wie die Fibrillen der glatten Muskelfasern färben. Die Fasern berühren nach Mallory mit der Mitte ihres Verlaufs die Oberfläche des Protoplasmas oder liegen eben unter derselben, auf einer kürzeren oder längeren Strecke in der Nachbarschaft des Kerns; es lässt sich nach Mallory nicht sagen, wie weit sie von Protoplasmafortsätzen begleitet werden. Sie verlaufen augenscheinlich von einer Zelle zur anderen, sodass diese sämtlich mehr oder weniger miteinander in Verbindung stehen.

Mallory fand diese Fasern reichlich unter pathologischen Verhältnissen in jeder Art von Bindegewebe, welches in lebhafter Wucherung begriffen ist. Im normalen Gewebe sind sie selten; jedoch hat Mallory sie im dichten Bindegewebe der Mamma, des Coriums und der spinalen Pia bemerkt. Reichlicher finden sie sich nach Mallory in den echten Basalmembranen verschiedener Drüsen, welche sie vielleicht ausschliesslich aufbauen (Harnkanälchen, Schweissdrüsen, Drüsenschläuche und Ausführungsgänge der Milchdrüse), sowie unter dem Endothel der Blutgefässe. Beim Embryo erscheinen sie (1903, S. 336) an gewissen Stellen, wo das Bindegewebe dicht ist, z. B. in der Umgebung von Knorpel, auf einem verhältnismässig frühen Stadium, d. h. mindestens ebenso früh, wie die Zellen der glatten Muskulatur ihre differentiell färbbaren Fibrillen erwerben. — Mallory möchte annehmen, dass die Fasern elastische oder kontraktile Eigenschaften besitzen.

Coca (1906), welcher sich die Aufgabe gestellt hatte, das Auftreten der Fibrogliafasern beim Hühnerembryo zu verfolgen, ist auf Grund seiner allerdings nur sehr spärlichen Befunde zu dem Schluss gekommen, dass die

Fibroglia den embryonalen Vorläufer der collagenen Fasern darstellt; während Caroline Mc Gill (1908), welche diese Fasern im Darm von Necturus direkt unter dem Epithel, wo sie eine Basalmembran bilden, und im subepithelialen Bindegewebe verstreut auffand, der Meinung ist, dass sie als eine Art von Myofibrillen angesehen werden müssen.

Ich möchte glauben, dass Fibrogliafasern von gleicher Mächtigkeit und Zahl wie sie in der Nabelschnur des ausgetragenen Kindes vorkommen, nicht so leicht irgendwo wiederzufinden sein werden. Über ihre Bedeutung ist es schwer, etwas bestimmtes auszusagen; nach meiner Meinung handelt es sich um einen „Bestandteil der Protoplasmastruktur", welcher mit den bei den glatten Muskelfasern aufgefundenen Grenzfibrillen (M. Heidenhain, 1901, 2) oder Myogliafibrillen (Benda, 1902) nicht nur „vergleichbar" (Merkel), sondern sogar identisch ist. Fibroglia- und Myogliafasern sind nämlich nicht nur, wie Mallory bereits konstatiert hat, färberisch auf keine Weise zu unterscheiden, sondern zeigen auch in morphologischer Beziehung völlige Übereinstimmung. Sie verlaufen beide an den Stellen ihres Vorkommens auf der Oberfläche und in der Längsrichtung der Zellen. „Eine eigentliche Endigung, die einem Zellende entspräche", welche Benda bei den Myogliafasern vermisst, kommt auch bei den Fibrogliafasern nicht vor; beide ziehen vielmehr in grösserer Ausdehnung kontinuierlich über eine Reihe von Zellen. Was Benda (1902, S. 216) von den glatten Muskelfasern schreibt: „Die einzelnen Zellbezirke sind nur an den eingesprengten Kernen zu schätzen; während die seitlichen Zellgrenzen scharf hervortreten, sind die longitudinalen Zellenden völlig verschwunden bezw. von den Fasern verdeckt", könnte ebensogut von den Nabelschnurzellen gesagt werden.

Während ich also bezüglich dieser epicellulären Fasern im wesentlichen mit Merkel übereinstimme, teile ich durchaus nicht seine Ansicht, dass die Fasern, welche Flemming bei den Bindegewebszellen der Salamanderlarve beschrieben hat, in dieselbe Kategorie gehören. Merkel (1909, S. 362) glaubt epicelluläre Fasern der gleichen Art in Flemmings Zeichnungen von Salamanderzellen wiederzuerkennen; in Zellen, deren Teilung sich dem Ende nähert, würden sie eng zusammengefasst und gingen über die Einschnürungsstelle hinweg von einer Tochterzelle in die andere über; in einer Abbildung Flemmings (1891, Fig. 3, wiederholt 1902, Fig. 3), strahlten sie nach der unmittelbar vor der Trennung stehenden Teilungsstelle zusammen. Bei den hier

von Merkel bezeichneten Fasern dürfte es sich nun aber um solche der achromatischen Spindel handeln, die im Zwischenkörperchen zusammengefasst sind. Diese liegen sicher intracellulär, sind jedoch gar nicht diejenigen, welche Flemming bei seiner Beschreibung im Auge gehabt hat. Letztere sind nach Flemming ebenfalls, wenigstens bei sich teilenden Zellen, „unverkennbar" im Zellkörper gelegen; sie erscheinen, wie Flemming hinzufügt, bei derselben Einstellung, bei der man auch die Fasern der Polstrahlung sieht. Meines Erachtens kann es sich bei diesen Fasern nur um Chondrioconten gehandelt haben.

Hansen (1899) beobachtete in den tieferen, weicheren Partien der Intervertebralscheiben von Kalbsfeten viele Zellen, die noch nackte Bindegewebszellen sind, in deren Protoplasmakörper und Zellausläufern sich reichliche collagene Bindegewebsfibrillen entwickelt hatten, welche teilweise frei in die umgebende Grundsubstanz hinausragten. Ich kann demgegenüber nur wiederholen, dass ich die jungen Fibrillen immer nur auf der Oberfläche oder in der oberflächlichsten Plasmaschicht der Bindegewebszellen gefunden habe. — Nach Hansen (1905, S. 771) kann man ferner in vielen Knorpeln, noch häufiger aber im gewöhnlichen Bindegewebe beobachten, dass Fila des Protoplasmas sich direkt in Bindegewebsfibrillen der Grundsubstanz fortsetzen. Mit Bezug auf diese Angabe, die sich schon bei Spuler (1896) findet, habe ich oben bereits konstatiert, dass ich niemals eine Kontinuität zwischen einem Protoplasmafaden und einer Bindegewebsfibrille gesehen habe.

Es ist hier nicht der Ort, über die verschiedenen Formen der Collagenbildung im Knorpel, welche Hansen beschreibt, zu berichten. Ich kann aber nicht umhin, zu bemerken, dass mir seine Schilderungen zum Teil etwas problematisch vorkommen; z. B., wenn er ganze Zellen in Fibrillen zerfallen lässt, indem sie sich in „Albumoid", eine hypothetische Vorstufe von Collagen oder Elastin, umwandeln.

Mit Bezug auf das „Ectoplasma" von Hansen verweise ich auf meine Bemerkungen zu der Arbeit Studničkas sowie auf den Schluss.

Nach Studnička (1903) „bilden sich" in den Zellen und ihren Fortsätzen zunächst feine Fasern oder Fibrillen, die als

die ersten Andeutungen (Vorstufen) der collagenen Fibrillen anzusehen sind. Diese Fasern treten zuerst im ganzen Innern der Zellen ohne Unterschied auf. Später erscheint um den Kern herum eine „Partie eines reinen Protoplasmas“; die Fibrillen konzentrieren sich jetzt hauptsächlich auf die Peripherie der Zellen. „Der ganze Zellkörper wird in ein Endoplasma, das den Zellkern umgibt, und das die Fibrillen enthaltende Exoplasma geteilt.“ Beide Plasmaarten sind aber anfangs durch keine scharfe Grenze voneinander getrennt; eine solche erscheint erst später „um das Endoplasma, das sich dadurch in die eigentliche Bindegewebszelle verändert“. Auch die „Gesamtzellen“ weisen nach Studnička keine äussere scharfe Grenze auf. Ihre Oberfläche sieht wie zerfasert aus. Es scheint, als ob sich das fibrillenhaltige Exoplasma auf der Zelloberfläche auflöst und als ob dadurch die Fibrillen frei zu liegen kommen. In günstigen Fällen kann man sich aber davon überzeugen, dass von einer wirklichen Auflösung nicht die Rede sein kann, sondern dass „das stark und wie schleimartig veränderte Exoplasma als die Interfibrillärsubstanz, die eigentliche Grundsubstanz des Gewebes erhalten bleibt“.

Ich behaupte nun gegenüber Studnička zunächst, dass die Fäden, welche die Vorstufen der collagenen Fasern sind, sich nicht erst bilden, sondern von vornherein in den Zellen vorhanden sind. Ferner habe ich weder bei den Zellen der Sehne noch auch bei anderen Bindegewebszellen, z. B. denjenigen des Periosts, des Coriums, des Subcutangewebes, von einer Sonderung des Protoplasmas in zwei Zonen oder von einer „Verschleimung“ der Zelloberfläche irgend etwas wahrnehmen können. Was Merkel (1909, S. 358) von den Zellen der Nabelschnur sagt, gilt auch von denjenigen des embryonalen Bindegewebes beim Hühnchen: „Die Zellen sind gegen die Umgebung durchaus scharf abgegrenzt und kein unbefangener Beobachter wird daran zweifeln, dass nirgends Übergänge des Zellprotoplasmas in die Gallerte vorhanden sind, was man bei vorhandener exoplasmatischer Umwandlung doch wenigstens gelegentlich beobachten müsste“.

Ich schliesse mich daher denjenigen Autoren an, welche die Existenz eines „Exoplasmas“ im Sinne von Studnička in Abrede stellen.

Spalteholz (1906, S. 213) tritt ebenfalls für eine intracelluläre Entstehung der collagenen Fasern ein; er findet „auch in etwas späteren Stadien die Fasern immer von einer Protoplasmahülle in Gestalt feiner Granula begleitet", was ich meinerseits nicht bestätigen kann.

Maximow (1906, S. 688) beschreibt im lockeren Bindegewebe von Säugetieren „Fibroblasten", deren Protoplasma bei supravitaler Färbung mit Neutralrot fast homogen erscheint, „mit feinster, blasser Körnelung, die vielleicht der Ausdruck eines netzigen Baues ist". „In den Endabschnitten der Ausläufer ist die Körnung kaum sichtbar — hier treten dafür mitunter feinste Längsfasern auf, die in die Zwischensubstanz überzutreten scheinen." „Es können aber auch", wie Maximow fortfährt, „feinste von aussen dem Zelleib anliegende Collagenfäserchen sein".

Nach Wera Dantschakoff (1908, S. 148) gelingt es mit Hilfe der Malloryschen Methode im embryonalen Mesenchym des Hühnchens „dort, wo die Zellen näher aneinander gelagert erscheinen, die Bildung der ersten Collagenfasern im Protoplasma der Zellausläufer selbst zu verfolgen."

„Am schärfsten treten sie in den von den Zelleibern entfernteren Teilen der Ausläufer auf. In der Richtung nach dem Zelleibe werden sie weniger deutlich, sie verschwimmen hier und verlieren sich allmählich im Zellprotoplasma. An einigen Zellausläufern sieht man die Collagenfasern hart am Rande derselben auftreten, sodass hier das Protoplasma von feinen scharfen Konturlinien umsäumt erscheint. In der Folge isolieren sich solche Fibrillen vom Protoplasma, sie spalten sich von ihm gewissermassen ab. In manchen Fällen zerfällt die ganze Masse eines Zellausläufers in einen Strang parallel verlaufender und wellenförmig gebogener Fibrillen."

γ) Die Bindegewebsfibrillen entstehen aus einer von den Zellen gebildeten formlosen Substanz (Merkel, v. Ebner, Retterer, Mall, Renaut, Laguesse, Bruni).

Merkel war durch Beobachtungen an der Nabelschnur (1893 und 1895) und den Fingersehnen menschlicher Embryonen (1895) zu der Auffassung gekommen, dass die Bindegewebsfibrillen sich aus einer Gallertsubstanz bilden, welche durch die Tätigkeit der Zellen ausgeschieden wird und welche dann fibrillär zerfällt. Dieses Resultat konnte er 1909 auf Grund von ausgedehnten eigenen Studien, welche an einem hauptsächlich in

Embryonen von Amphibien und Säugetieren bestehenden Material angestellt waren, und denjenigen anderer Untersucher in folgender Weise vervollständigen (1909, S. 379 u. folg.):

Das Zellsyncytium des Mesenchyms „scheidet eine amorphe Gallertsubstanz aus, welche entweder nur spärlich (Sehnen, reticuläres Bindegewebe der lymphoiden Organe) oder in grösserer Menge, selbst reichlich vorhanden ist (Amphibien, Nabelschnur)". „Sie erfüllt dann die Lücken des Zellnetzes, kann sich sogar relativ weit über dasselbe hinaus erstrecken, ohne dass Zellen ihr folgen (Muskeln). Überall, wo die Gallerte mit anderen Geweben zusammenstösst (Epithelien und ihre Derivate, Muskeln, Nerven), verdichtet sie sich zu einer amorphen Grenzschichte (membrana terminans, Umhüllung der Muskel- und Nervenfasern)."

„Im Innern des Bindegewebes selbst nehmen die Zellen an der Bildung der Fasern ebenfalls keinen direkten Anteil, dieselben entstehen vielmehr ausschliesslich in der Gallerte, die Zellen dienen nur zur Erzeugung dieser letzteren. Die Faserstruktur tritt in der Gallerte meist als ein indifferentes, sehr zartes Netz in die Erscheinung, welches erst in der Folge durch Zerreissen der weniger beanspruchten Fäden zu glatten und unverzweigten Fasern umgewandelt wird. Die Faserbildung erfolgt entweder direkt in der Gallerte oder in Lamellen, welche sich zuvor aus dieser abscheiden."

„An Stellen, an welchen gleich von Anfang an eine ausgesprochene Spannung vorhanden ist (Sehnen), wird das netzförmige Stadium nicht durchgemacht, sondern es kommt sogleich zur Bildung parallel verlaufender, unverzweigter Fasern."

„Die fertigen Bindegewebsfasern sind also in jedem Fall lediglich die Folge mechanischer, auf die Gallerte oder die in ihr entstehenden Lamellen einwirkender Verhältnisse."

„Bei ihrem ersten Auftreten sind die Fasern noch nicht collagen, sie sind auch zumeist noch nicht glatt und glänzend wie echte Bindegewebsfasern, man findet sie vielmehr noch körnig, nicht selten varicös. Erst später, wenn auch oft schon sehr zeitig, nehmen sie das vom fertigen Bindegewebe her bekannte Aussehen an."

v. Ebner (1896) studierte die Bildung der Chordascheide bei niederen Fischen. Er konstatierte, dass die ersten Fibrillen in direktem Kontakt mit den Epithelzellen der Chorda an deren

äusserer Oberfläche als zirkulär um die Chorda verlaufende Fäserchen auftreten, fand es aber schwierig, „eine genauere Vorstellung von dem histogenetischen Vorgange der Fibrillenbildung auf Grund direkter Beobachtung zu geben". „Ich habe mich bemüht", sagt er S. 512, „mit den stärksten Vergrösserungen an der Oberfläche der Zellen etwa die Bildung der Fibrillen aus Körnchen zu verfolgen, aber stets vergeblich. Man sieht wohl eine feinkörnige Oberfläche der Zellen, welche bei grösseren Tieren wie ein gestrichelter Saum erscheint, aber keine Zwischenformen von Körnern und Fasern oder gar eine Ausscheidung von Fibrillen aus dem Zellinnern. Die Fibrillen erscheinen als kontinuierliche, feine, glatte Fädchen, sobald sie überhaupt erkennbar werden."

Wir sind daher nach v. Ebner auf mehr spekulative Erörterungen angewiesen. Roux hat aus seinen Untersuchungen über die Schwanzflosse des Delphins bereits den Schluss gezogen, dass zur Fibrillenbildung wahrscheinlich von aussen her erzeugte Zugspannung nötig sei. Hält man an dieser Vorstellung fest, so liegt der Gedanke nahe, dass die leimgebenden Bindegewebsfibrillen aus leimgebender Substanz entstehen, welche zunächst als nicht fibrilläre, colloidale Masse von den Zellen gebildet und dann unter dem Einflusse orientierter Zug- oder Druckspannung zu bestimmt geordneten Fibrillen geformt wird. „Wie wir mit Roux bei aller Entwicklung die Momente der Selbstdifferenzierung und der Korrelation auseinander zu halten haben, so können wir auch hier an ein Ineinandergreifen dieses doppelten elementaren Geschehens denken, indem zwar wohl die Bildung der leimgebenden, nicht aber ihre fibrilläre Ausscheidung als eine rein celluläre, von den inneren Bildungskräften des Protoplasmas ausgehende Erscheinung wäre."

An dieser Vorstellung glaubt v. Ebner auch in einer weiteren Abhandlung (1906) festhalten zu sollen, in welcher das „prinzipielle Problem der Fibrillenbildung" noch einmal eingehend besprochen wird.

Retterer resumiert 1902, S. 198 seine Anschauungen über die Histiogenese des Bindegewebes, zu welchen er durch frühere (daselbst zitierte) Arbeiten gekommen ist. Die gemeinsame Anlage aller Arten von Bindegewebe wird nach ihm durch eine protoplasmatische Masse dargestellt, welche zahlreiche Kerne

enthält. Diese Masse differenziert sich in ein die Kerne einschliessendes Netzwerk färbbarer Fäden (réticulum chromophile), dessen Maschen mit „homogenem Protoplasma“ oder „Hyaloplasma“ angefüllt sind. Das Hyaloplasma, welches früher abwechselnd als Blastem, Grundsubstanz, Intercellularsubstanz beschrieben worden ist, entwickelt sich stärker als das Reticulum. Später wird es mehr konsistent und beginnt eine Streifung zu zeigen, welche immer deutlicher wird; schliesslich kommen parallel gerichtete collagene Fibrillen von welligem Verlauf zum Vorschein.

Mall, welcher früher (1891, S. 326) aus seinen Beobachtungen schliessen musste, dass die Fasern des Bindegewebes in allen Stadien der Entwicklung intercellulär sind und dass sie durch eine Art Gerinnung abgeschieden werden, kam 1902, als er die Fibrillenbildung bei Froschlarven und Schweineembryonen studierte, zu einem wesentlich anderen Resultat. Er beschreibt, dass die mehr vereinzelten Zellen, aus denen das Mesenchym bei sehr jungen Froschlarven besteht, weiterhin an Protoplasma zunehmen, sich mit ihren Ausläufern vereinigen und auf diese Weise ein dichtes Syncytium bilden. Die Protoplasmabrücken des Syncytiums verdicken sich alsdann zu breiten Bändern. Noch später differenziert sich das gesamte Protoplasma in ein Exoplasma, welches die Hauptportion des Syncytiums bildet, und die den Kern umgebenden Endoplasmen. Das Exoplasma spaltet sich, wenn ich die Beschreibung von Mall richtig verstehe, in eine Anzahl von Fäden, die „Exoplasmafibrillen“; die Endoplasmen mit ihren Kernen liegen auf Bündeln von anastomosierenden Exoplasmafibrillen. Die Exoplasmafibrillen spalten sich schliesslich ihrerseits (unter Zerreissung der zwischen ihnen bestehenden Anastomosen) in die einzelnen collagenen Fibrillen.

Renaut (1903, 1 und 2) beschreibt im lockeren Bindegewebe und im Netz von Säugetieren einen „Einschlag“ (tramule) feinster Fäden; diese sollen sich aneinanderlagern, um die Bindegewebsbündel zu bilden.

Die Beziehungen dieser Fäden zu den Zellen hat Renaut am nicht durchlöcherten Netz junger Tiere studiert; er findet sie von sehr unbestimmter Art, sowohl zu den Endothelien als auch zu den echten Bindegewebszellen. Wenn daher die Zellen überhaupt einen Einfluss auf die Entwicklung der Fäden haben,

was ausserordentlich wahrscheinlich ist, so bleibt nichts übrig, als anzunehmen, dass die Zellen durch „tangentielle Differenzierung“ derselben entstehen („mais sans provenir toutefois d'une transformation directe de partie de ceux-ci“, 1903, 1, S. 21).

Laguesse (1903—04) findet, dass dem Auftreten der Bindegewebsfaser immer die Bildung einer formlosen Substanz vorausgeht, in welcher sie entsteht. Die Bindegewebsfaser ist nichts anderes als diese Substanz selbst, welche die letzte Stufe chemischer Umwandlung erreicht hat und, wahrscheinlich unter dem Einfluss mechanischer Ursachen, fibrillär geworden ist.

Für diese Ansicht stützt sich Laguesse auf Beobachtungen, die er an der Kapsel der Selachiermilz sowie an den lamellösen Bildungen des Bindegewebes bei Säugetieren gemacht hat.

Die Kapsel der Selachiermilz besteht nach Laguesse (1903, 1 und 2) aus zwei eng verbundenen Lagen von Bindegewebsfasern. Die oberflächlichen Fasern gehören der Serosa an, liegen unter dem Endothel derselben und entwickeln sich innerhalb einer zarten formlosen Glashaut, welche ihrerseits das Produkt einer hautartigen Zellenlage ist, die das Milzreticulum abschliesst. In gleicher Weise entstehen auch die Fasern der tieferen Schicht durch eine Art Verdichtung und Differenzierung innerhalb von Zügen einer formlosen „präcollagenen“ Substanz. Diese letztere wird im allgemeinen von den Zellen auf Kosten der oberflächlichen Schichten des Cytoplasmas gebildet; es können aber auch ganze Zellfortsätze und sogar ganze Zellen in „Präcollagen“ umgewandelt werden.

Beim Studium der lamellösen Bildungen des Bindegewebes ging Laguesse von den feinen Häutchen aus, welche das lockere intermusculäre Bindegewebe beim Pferd zusammensetzen (1903, 3). Diese erscheinen an Flächenpräparaten, nach Fixierung in absolutem Alkohol und Färbung mit Pikrofuchsin, von gespannten Bindegewebsfibrillen durchzogen, welche häufig durch ein Maschenwerk sehr feiner Fasern (nach Art des Renautschen Einschlags) verbunden werden. Die Fasern liegen eingebettet in eine formlose Grundsubstanz, welche, obwohl nur schwach rötlich gefärbt, dennoch sehr deutlich ist.

In einer weiteren Mitteilung (1904, 1) hat Laguesse diese Lamellen auch an Schnitten und ausserdem an einer anderen Stelle, im Unterhautbindegewebe von Ratten, untersucht.

An letzterem Objekt hat er schliesslich noch die embryonale Entwicklung der Lamellen verfolgt (1904, 2). Bei Rattenembryonen von $11^1/_2$—12 mm (vom 15. Tag) besteht das Subcutangewebe an der Seitenfläche des Thorax aus sternförmigen miteinander anastomosierenden Zellen. Die fast hyalin erscheinenden Fortsätze derselben zeigen schon jetzt eine gewisse Vorliebe für Pikrofuchsin (Hansensche Methode); nach Laguesse sind sie bereits auf dem Wege, sich in Exoplasma zu differenzieren. Später macht sich mehr und mehr eine bestimmte Orientierung der Mesenchymbalken bemerkbar; diejenigen von ihnen, welche in einer Ebene parallel der Hautoberfläche liegen, verbreitern und verstärken sich und verschmelzen untereinander; die übrigen dagegen bleiben zart und scheinen häufig zu zerreissen. Auf diese Weise bilden sich eine Reihe von Lagen, eine über der anderen, welche beinahe regelmässig parallel, aber sehr häufig durch schiefe Anastomosen vereinigt sind. Bei Embryonen von $17^1/_2$—18 mm (vom 18. Tag) zählt man zirka 30 davon. In jeder dieser Lagen ist die exoplasmatische Differenzierung beendigt und man unterscheidet sehr deutlich einerseits sehr feine, rötlich gefärbte, fast homogene Lamellen, andererseits feinkörnige Zellen, Endoplasmen, welche von den Lamellen frei geworden sind und sich auf ihrer Oberfläche unter Abplattung ausgebreitet haben. Ihr Zellkörper ist grösser als vorher, ihre Form polygonal, sternförmig oder spindelförmig. Die Zellen überkleiden die Lamellen nicht kontinuierlich, sondern anastomosieren hier und da mittels sehr feiner körniger Fortsätze. In den Lamellen sind sehr zahlreiche und feine in der Entwicklung begriffene Fibrillen eingeschlossen.

Nach Bruni (1909) sind in der Entwicklung der Zwischenwirbelscheibe beim Rindsembryo zwei Perioden zu unterscheiden. Während der ersten entstehen die leimgebenden Fasern ausschliesslich in der intercellulären Grundsubstanz, während der zweiten ebenhier und ausserdem im Zellkörper. Die Grundsubstanz ist nicht als ein formloses und inertes Sekretionsprodukt, sondern als Ectoplasma oder als Metaplasma im Sinne M. Heidenhains, d. h. als mehr oder weniger differenzierte Zellsubstanz aufzufassen.

Zur Kritik der von Merkel, v. Ebner, Retterer, Mall, Renaut, Laguesse, Bruni erhaltenen Resultate möchte ich zunächst bemerken, dass diese Autoren die intracellulären Fäden nicht gekannt haben und in Folge davon auch nicht als Ursprungsquelle für die Bindegewebsfasern berücksichtigen konnten. Laguesse (1903, 2, S. 162) erklärt geradezu, er könne nicht glauben, dass jede Fibrille direkt aus einem Faden des Mitoms hervorginge: „d'autant moins que nous ne sommes nullement convaincu de l'existence nécessaire, en toute cellule, d'une pareille structure cytoplasmique".

Alle genannten Autoren stimmen darin überein, dass sie die Bindegewebsfasern aus einer formlosen Substanz entstehen lassen. Von der Existenz einer solchen, soweit es sich nicht um die ungeformte Intercellularsubstanz handelt, habe ich mich nun aber niemals überzeugen können.

Die „amorphe Gallerte" Merkels ist meines Erachtens weiter nichts als eben diese ungeformte Intercellularsubstanz (die „homogene Grundsubstanz" Schiefferdeckers, die „Kittsubstanz" Schaffers), welche bereits vor dem Auftreten der Fibrillen vorhanden ist. In dieser habe ich häufig zarte Netzstrukturen beobachtet, hatte aber stets den Eindruck, dass es sich dabei um Gerinnungen oder Niederschläge handelte, welche durch die Fixierungsmittel erzeugt waren. Ich glaube also, dass der Argwohn, welchen Merkel selbst (1909) diesen Netzstrukturen gegenüber an verschiedenen Stellen seiner Abhandlung äussert, nur zu berechtigt war.

Dafür, dass diese ungeformte Intercellularsubstanz als metamorphosiertes Zellprotoplasma aufzufassen sei, wie es Retterer und Bruni wollen, scheint es mir an jedem Beweis zu fehlen. Ich teile bezüglich ihrer die Anschauung Schaffers (1901), dass sie von den Bildungszellen in flüssiger Form ausgeschieden wird[1]).

Von dem Exoplasma Malls gilt nach meiner Meinung dasselbe wie von demjenigen Studničkas: dass die Beobachtungen, welche zu seiner Aufstellung geführt haben, irrtümlich sind.

---

[1]) Nach Schaffer (1901, S. 100) müssen diejenigen Autoren, welche die Bindegewebsfibrillen innerhalb des Körpers der Bildungszellen entstehen lassen, die Kittsubstanz als „nicht differenziertes Zellprotoplasma" betrachten. Warum sie dies müssen, vermag ich nicht einzusehen; ich selbst fasse sie jedenfalls durchaus nicht in dieser Weise, sondern ebenso wie Schaffer auf.

Ebenso bin ich bezüglich der „präcollagenen Substanz“ von Laguesse bei einer Nachuntersuchung am Unterhautbindegewebe des Hühnchens zu einer wesentlich anderen Auffassung gelangt.

Die Tatsache, dass sich feine und feinste Protoplasmaverzweigungen bei den spezifischen Bindegewebsfärbungen mit dem „collagen“ färbenden Farbstoffe, wenn auch nie so intensiv wie wirkliche leimgebende Fibrillen (mit Pikrofuchsin blassrot), färben, ist auch von v. Ebner (1906, S. 27) konstatiert worden. Man ist daraufhin aber nicht berechtigt, von einer „exoplasmatischen Differenzierung“ von Zellausläufern, wie Laguesse es tut, zu reden.

Lamellöse Bildungen des Subcutangewebes habe ich oben selbst vom Hühnchen beschrieben und in den Fig. 3 und 6 abgebildet. Von einer Differenzierung der sie zusammensetzenden Zellen in ein Endo- und Exoplasma habe ich aber nichts wahrgenommen. Die Bindegewebsfasern des Subcutangewebes entwickeln sich nach meinen Beobachtungen nicht in den Lamellen, wie Laguesse angibt, sondern auf ihrer Oberfläche aus Chondrioconten, welche hierhin verlagert worden sind. Was Laguesse als Exoplasma oder „präcollagene Substanz“ der Lamellen beschreibt, sind die flächenhaft ausgebreiteten hellen Leiber der Zellen, welche die Lamellen zusammensetzen.

Ich bitte um Entschuldigung, wenn ich auf Grund dieses Resultats meiner Nachuntersuchung am Subcutangewebe geneigt bin, auch die Ergebnisse, zu denen Laguesse an der Kapsel der Selachiermilz gelangt ist, skeptisch zu beurteilen.

v. Ebner hat die Meinung ausgesprochen, dass die Bildung der Bindegewebsfibrillen durch das Vorhandensein einer orientierten Spannung hervorgerufen wird. Mehrere Autoren, z. B. Merkel und Laguesse, haben sich dieser Vorstellung angeschlossen. v. Ebner selbst verkennt allerdings nicht die Schwierigkeiten, welche ihr entgegenstehen: „Es ist vorläufig nicht möglich, direkt nachzuweisen, dass tatsächlich während der Bildung der Fibrillen die theoretisch geforderten Spannungen bestehen, und es sind nur Wahrscheinlichkeitsgründe, die man dafür geltend machen kann“ (v. Ebner, 1906, S. 56).

Meine Beobachtungen zeigen nun aber, dass eine derartige Anschauung, soweit die erste Entstehung der Fibrillen in Frage

kommt, nicht aufrecht erhalten werden kann. Die Sehne ist nach Merkel (1909, S. 380) eine Stelle, an welcher „gleich von Anfang an eine ausgesprochene Spannung vorhanden ist“. Wir haben aber gesehen, dass die Bindegewebsfibrillen hier von vornherein, sobald sie überhaupt erkennbar werden, einen welligen Verlauf zeigen; während sie, wenn sie sich unter Einwirkung einer Spannung entwickelten, von Anfang an gestreckt sein müssten. Da ich die zur Untersuchung verwandten Hühnerextremitäten stets eine Strecke weit oberhalb des Hüftgelenks vom Körper abgetrennt habe, halte ich es für ausgeschlossen, dass die Wellenbiegungen der Fibrillen etwa nur die Folge einer beim Abschneiden aufgetretenen „Entspannung“ sein könnten.

Schluss.

Die oben geschilderten Befunde an der sich entwickelnden Sehne zeigen in unzweideutiger Weise, dass die Fibrillen, nachdem sie einmal gebildet sind, selbständig sowohl in die Länge als auch in die Dicke weiter wachsen.

Dass Bindegewebsfibrillen unabhängig von Zellen in die Länge wachsen, ist zuerst von v. Ebner in einer am 31. Dezember 1896 ausgegebenen Abhandlung (auf deren Inhalt ich bereits oben eingegangen bin) nachgewiesen worden. v. Ebner findet, dass bei Ammocoetes die drei Schichten, aus denen die Chordascheide sich aufbaut, sich unter Vermehrung und Verlängerung der Fibrillen weiter entwickeln, nachdem sie längst jeden direkten Kontakt mit den Bildungszellen verloren haben. Die Fibrillen wachsen nach v. Ebner in die Länge, „nicht in der Art eines Krystalles, sondern durch Intussusception, durch Aufnahme neuer Teilchen leimgebender Substanz zwischen die alten“. Die Vermehrung dagegen besteht nach demselben Autor in einer extracellulären Neubildung, welche in der bereits oben geschilderten Weise erfolgt: auf Kosten einer leimgebenden Substanz, welche zunächst als nicht fibrilläre, colloidale Masse von den Zellen abgesondert, dann aber unter dem Einfluss orientierter Zug- oder Druckspannung zu bestimmt geordneten Fibrillen umgeformt wird. v. Ebner bemerkt aber S. 520, man könnte auch denken, „dass die Neubildung von Fibrillen durch Längsteilung der bereits vorhandenen geschehe“; „und da andererseits der An-

nahme in unserem Fall nichts im Wege steht, dass die ersten Fibrillen durch direkte Bildung aus der Oberflächenschicht der Chordaepithelzellen hervorgehen, so würde damit den herrschenden Anschauungen besser Genüge geschehen als durch die früher aufgestellten Annahmen. Da darüber, ob die Fibrillen sich teilen oder nicht, durch direkte Beobachtung keine Entscheidung getroffen werden kann, weil Anfang und Ende der Fibrillen, sobald sie einmal da sind, nicht mehr verfolgt werden können, wird vielleicht mancher Leser diese Vorstellung als immerhin mögliche und in die herrschenden Lehren von der Strukturbildung besser passend bevorzugen".

Diejenige Vorstellung, welcher v. Ebner hier, so viel ich weiss, zum ersten Mal Ausdruck verleiht, „dass die Neubildung von Fibrillen durch Längsteilung der bereits vorhandenen geschehe" (welche er aber selbst zugunsten einer anderen verwirft), ist dann von Flemming in zwei Publikationen des Jahres 1897 vertreten worden.

In der ersten Abhandlung (1897, 1) sagt Flemming am Schluss (S. 186), dass er sich die Bindegewebsfibrillen nach ihrer Anlage keineswegs als eine tote oder inerte Substanz denke, ebensowenig wie er diese Auffassung von den Intercellularsubstanzen überhaupt habe. „Nach dem hier Dargelegten und anderem scheint mir allerdings die Annahme berechtigt, dass die Fibrillen stets im Zellenleib entstehen und jede weitere Produktion ein Nachschub von dieser Seite ist. Wir wissen (aber) selbst dies nicht bestimmt, d. h. wir wissen nicht, ob die zunächst cellulär gebildeten Fibrillenmassen nicht etwa auch eigene Wachstumsfähigkeit mit bekommen und sogar ihre Fäserchen vermehren können. Denn was hier entsteht, ist eben doch nur ein metamorphosierter Teil des Zellenleibes, der als Territorium eigentlich zu diesem Leibe zu gehören fortfährt; es ist in keiner Weise auszuschliessen, dass ihm, also der Intercellularsubstanz, eigener Stoffwechsel, eigene Umwandlungs- und Vermehrungsfähigkeit zukommt. Wenn man die Wachstumserscheinungen der elastischen Fasern ansieht, so scheint mir solche Annahme sogar mit Notwendigkeit gemacht werden zu müssen; sie verdicken sich und wachsen vielfach, wie man zu sagen pflegt, durch Intussusception, ohne dass irgendwie ersichtlich wäre, dass diese Vergrösserung durch die Tätigkeit einer Zelle erfolgte. Was für die elastischen

Fasern gilt, kann möglicherweise auch für die collagenen Faserbündel gelten; jedenfalls das, dass sie und ihre Zwischensubstanz fortfahren zu leben und Stoffwechsel haben, wie die Zelle, von der sie produziert sind und von der sie eigentlich doch ein integrierender Teil bleiben. Insofern, allerdings auch nur insofern, kann man Grawitz' bekannte Anschauungen über die Intercellularsubstanzen motiviert finden."

Mit viel grösserer Bestimmtheit hat sich Flemming für die gleiche Anschauung im Kap. VIII (Intercellularsubstanzen) eines im selben Jahre in den Merkel-Bonnetschen Ergebnissen erschienenen Berichts über Morphologie der Zelle (1897, 2) ausgesprochen.

Wenn ich vertrete, sagt er hier S. 262, dass die ersten Fibrillen im Leib der Bindegewebszellen selbst, wenn auch möglicherweise immer in ihren peripheren Teilen entstehen, so ist „hierunter durchaus nicht zu verstehen, dass ich mir denke, Bindegewebsfibrillen müssten immer in eigentlichen Zellenleibern gebildet werden. Es scheint in der Tat vielfach gedacht zu werden, dass es in dieser Frage nur eine Alternative gebe: entweder die Fibrillen entstehen in einer Zelle oder ausserhalb derselben. So verstehe ich die Sache durchaus nicht. Ich meine vielmehr: es bildet sich im peripheren Teil der Zelle eine fibrillenhaltige Schicht, diese Schicht wird Intercellularsubstanz, wächst an Masse und kann immer neue Fibrillen produzieren, so lange sie eben wächst. Ich denke mir, mit anderen Worten, die Intercellularsubstanz nicht tot oder doch inert, wie es manche tun, sondern ich denke sie mir als eine von den Zellen produzierte, wohl strukturell und chemisch abgeänderte, aber lebendige Masse, welche auf längere Zeit das Vermögen behält, Fibrillen zu formen. Ohne diese Annahme liesse es sich, wie mir scheint, gar nicht verstehen, dass man im Wirbeltierkörper vielfach noch in späten Stadien des Wachstums die Fibrillenbündel an Orten in starker Vermehrung findet, wo die Zellen verhältnismässig spärlich sind."

„Unter dieser Annahme", fährt Flemming fort, „verschwindet auch, wie mir scheint, jeder wesentliche Gegensatz zu den Angaben, die v. Ebner über die Fibrillenbildung in der Chorda dorsalis vor kurzem gemacht hat. Ich möchte nur auch hier die Möglichkeit in Anspruch nehmen, dass die erste

Bildung fibrillenhaltiger Intercellularsubstanz von den Zellen ausgeht. Dass diese Intercellularsubstanz in sich selbst neue Fibrillen hervorbringen kann, bezweifle ich durchaus nicht."

Flemming bespricht sodann an der genannten Stelle einen Aufsatz v. Köllikers (1897), in welchem dieser daran festhält, dass die bindegewebigen fibrillären Intercellularsubstanzen „nicht durch eine direkte Umwandlung von Protoblasten (also Zellen), sondern durch Abscheidungen von solchen, ähnlich den Cutikularbildungen, entstehen. v. Kölliker stützt dies besonders darauf, dass nach seinen Beobachtungen die osteoide Substanz (Skelett und Schuppen vieler Fische) weder bei ihrer Entwicklung, noch fertig jemals Zellen oder Protoblasten zeige, und dass, wie v. Ebner beschrieben habe, die Fibrillen des Zahnbeins parallel zur Achse des Zahns, senkrecht zum Verlauf der Odontoblastenausläufer gerichtet seien, worin ein Beweis liege, dass sie nicht aus diesen entstehen. Flemming bemerkt hierzu, dass v. Köllikers Meinung und die seinige nicht so weit auseinander gingen, als es auf den ersten Blick scheinen möge. „Ich zweifle ja durchaus nicht", sagt er, „dass die einmal gebildete fibrilläre Zwischensubstanz in sich selbst weiter wachsen und neue Fibrillen bilden kann, eben weil ich sie für einen metamorphosierten Teil von Zellenleibern halte. So mögen die Fibrillen in der osteoiden Substanz und im Zahnbein gern eine derartige sekundäre Entstehung haben. Aber ich glaube auf Grund meiner Objekte allerdings, dass die erste Bildung fibrillärer Substanz von Zellenleibern ausgeht; und möchte es für möglich halten, dass die Untersuchung der frühesten Stadien der Fibrillenentwicklung in den Fällen, die v. Kölliker anführt, eine solche Annahme ebenfalls zulässig erscheinen lassen könnte."

Schliesslich nimmt Flemming auch gegenüber Weigert (1896) Stellung, welcher die Bildung der Intercellularsubstanzen für einen „katabiotischen" Prozess und diese Substanz selbst für ebenso leblos, wie eine verhornte Oberhautzelle oder eine pflanzliche Zellmembran erklärt. „Ich sehe", sagt Flemming, „durchaus keinen zwingenden Grund, die Intercellularsubstanzen in solcher Art zu Grabe zu tragen. Weigert gibt als solchen Grund an, dass diese Substanzen Albuminoide und keine Eiweisskörper mehr seien, „was sie doch als lebende Substanzen sein müssten"; sie beständen aus einem viel weniger labilen Material als diese. In diesem Schluss kann ich meinem hochverehrten Kollegen nicht folgen. Ich sehe nicht ein, warum der Begriff des Lebens notwendig an die Marke „Eiweiss-

körper" geknüpft sein muss; ich gebe vollkommen zu, dass die lebendigen Stoffwechselvorgänge, wenn sie auch in den Intercellularsubstanzen spielen, hier viel träger sein werden als in den Zellen; dass sie aber in den ersteren fehlen sollten, daran habe ich nie gedacht und möchte einen Beweis dafür doch erst abwarten. Weigert scheint einen solchen darin sehen zu wollen, dass die feinen Formteile der Intercellularsubstanzen (also z. B. Fibrillen und elastische Fasern) sich post mortem lange in der Form erhalten, die Eiweisskörper nicht. Das kommt aber ganz auf die Behandlung an. Ein Stück Leder würde sich auch nicht so erhalten, wenn es nicht gegerbt wäre. In einer Mumie sind die aus Eiweisskörpern bestehenden Teile ja auch recht sehr dauernd erhalten, und in einem gut fixierten mikroskopischen Präparat sind die Zellen auf die Dauer ebenso schön konserviert, wie die Fibrillen im Leder. Ich werde natürlich wegen dieser Konservierung die Fibrillen in einer Schuhsohle so wenig für lebendig halten, als ich Weigert zumuten möchte, dass er einen Rückenmarksschnitt für lebendig hält. Beide Dinge beweisen eben nur, dass wir Körperbestandteile in totem Zustand gut und lange zu erhalten vermögen, sie beweisen aber nichts dagegen, dass diese in beiden Fällen einst gelebt haben können".

Die von Flemming entwickelte Anschauung von der Lebendigkeit und Wachstumsfähigkeit der Intercellularsubstanz ist später zunächst von Hansen und Spuler übernommen worden.

Hansen beschrieb (1899) in einem auf der Anatomenversammlung in Tübingen gehaltenen Vortrag[1]), dass sich in den Zwischenwirbelscheiben von Kalbsfeten in den tiefern weicheren Partien viele Zellen finden, die noch nackte Zellen sind, in deren Protoplasmakörper und Zellausläufern sich reichliche Bindegewebsfasern entwickelt haben (vergl. hierzu S. 184). Sowie die Zellen älter werden, umgeben sie sich mit einem Mantel von „Ectoplasma". „Das Ectoplasma bildet nun auch Bindegewebsfibrillen, und eine Weile findet man gleichzeitig das Endo- und Ectoplasma an deren Bildung beteiligt, aber relativ schnell wird diese Funktion, die Bildung von collagenen Fasern, von der peripheren Schicht, dem Ectoplasma, allein übernommen."

„Die Verhältnisse, welche ich erwähnt habe, sagt Hansen S. 433, „zeigen, wie mir scheint, unzweifelhaft, dass die Grundsubstanzen ebensogut wie die Zellen als „lebendig" betrachtet werden müssen, d. h. dass sie innerhalb gewisser Grenzen von den „Zellen" unabhängig „formative Tätigkeit" entfalten können."

---

[1]) Der Vortrag, welcher wegen verspäteten Eingangs des Manuskripts in den Verhandlungsberichten keine Aufnahme fand, ist am 5. Oktober 1899 in Bd. 16 des Anatomischen Anzeigers erschienen.

Einer späteren, 1905 erschienenen Abhandlung von Hansen über den Hyalinknorpel entnehme ich folgenden Passus: „Wie mehrmals früher auf meine vorläufigen Mitteilungen über die Entwicklung der Knorpelgrundsubstanzen in Betreff gewisser theoretisch wichtiger Verhältnisse zwischen den „Zellen“ und den „Grundsubstanzen“ verweisend, hebe ich nur hervor, dass wir dasjenige des Knorpels, was wir gewöhnlich „Knorpelzellen“ nennen, als ein Endoplasma zu betrachten haben, während die Grundsubstanz der echten hyalinen Knorpel eventuell als ein gemeinschaftliches und mit Bezug auf das Endoplasma mehr oder weniger selbständiges Ectoplasma aufzufassen ist. In solchen Knorpeln wie dem Faserknorpel und anderen Übergangsformationen lässt sich die Richtigkeit dieser Auffassung klar demonstrieren, die zugleich das Verhalten der „Grundsubstanzen“ zu den „Zellen“ erhellt. Eine scharfe Sonderung in „Protoplasma“, „Zellkörper“ und Grundsubstanzen lässt sich in vielen Fällen unmöglich aufrecht erhalten oder nachweisen. Ob man sagt, die „Zelle“ „scheide“ an ihrer Oberfläche Grundsubstanz „aus“ oder „bilde“ solche, oder ob man sagt, die peripheren Protoplasmaschichten „verwandelten“ sich in Grundsubstanz oder in ein Vorstadium derselben, so bleibt die Tatsache doch die, dass in einer grossen Menge von Fällen irgendwo ein mehr oder weniger umfangreicher, oft direkt nachweisbarer Übergang aus „Protoplasma“ in Grundsubstanz angetroffen wird. In einigen Fällen gewahren wir mit unseren jetzigen Hilfsmitteln keinen Übergang, vielleicht weil er überhaupt nicht oder zur Zeit der Untersuchung nicht existiert hat, oder auch weil er sich einstweilen unserem Nachweise entzieht, in anderen Fällen ist es bei sorgfältiger, ohne vorhergefasste Meinung, eventuell mit neuen Hilfsmitteln angestellter Untersuchung möglich, sowohl einen Unterschied zwischen z. B. den mehr peripheren „Protoplasmaschichten“ und den näher an dem Kerne gelegenen Schichten, wie auch einen Übergang zwischen den peripheren Schichten der Zelle und den innersten Schichten der Grundsubstanz oder den direkten Zusammenhang des Protoplasmas oder gewisser echter Protoplasmabestandteile (z. B. der Filarsubstanz) mit gewissen Elementen der Grundsubstanz, z. B. den Bindegewebs- und elastischen Fibrillen, zu konstatieren.“

Auch Spuler sprach sich 1899 in einem Vortrag, der auf

denjenigen von Hansen folgte, dafür aus, dass man, wie überhaupt bei den Binde- und Stützsubstanzen, beim Knorpel die Bildungen, bevor der Organismus collagene Fasern bildet, von denen unterscheiden müsse, welche sich von dieser Zeit an finden. Im Anfang bilden die Zellen „Aussenzonen" von Grundsubstanz, welche sich hinterher ablösen und „als selbständig formativer Prozesse fähig zu denken" sind.

Flemming hat dann 1902 in der letzten Abhandlung seines Lebens („Histogenese der Stützsubstanzen" in O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre), die er zu einer Zeit geschrieben hat, wo er bereits von schwerem Leiden heimgesucht war, erklärt, dass er seinerseits der Darstellung von Hansen beitreten möchte.

Flemming schreibt 1902, S. 9: Hansen vertritt in neuester Zeit die Auffassung, dass die produzierende Zelle zunächst einen Mantel von Substanzen an ihrer Peripherie bildet, Ectoplasma von ihm genannt, in welcher sich dann die Fibrillen, unter Umständen auch die elastischen Gebilde, formen. Dieser Auffassung möchte ich beitreten. Und weiter S. 13: „Der neueste Autor über die Entwicklung der Stützsubstanzen ist Fr. C. C. Hansen. Er hat das grosse Verdienst, der definitive Begründer einer Betrachtungsweise zu sein, welche geeignet ist, den Streit zwischen den Anhängern cellulärer und intercellulärer Fibrillenbildung zur Versöhnung zu bringen, so weit wie dies nach dem Obigen überhaupt noch erforderlich scheint. Diese Anschauung — die im obigen schon mehrfach Erwähnung gefunden hat und der ich mich, wie dort gesagt, anschliessen möchte — geht dahin, dass die embryonale Bindesubstanzzelle zunächst an ihrer Peripherie eine mantelförmige Anlagerung bildet, Ectoplasma von Hansen genannt, welche durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet ist, und in welcher sowohl Fibrillenbündel als elastische Fasern entstehen können."

In einer Anmerkung dazu sagt Flemming, „dass eigentlich bereits Spuler (1895) die Idee begründet hat, dass die Produktion von Fibrillen nicht bloss von den Zellen selbst, sondern vermittelst von ihnen produzierter „Aussenzonen" in der Grundsubstanz besorgt werden könne". Hier liegt aber von seiten Flemmings offenbar eine Verwechslung mit der Arbeit Spulers aus dem Jahre 1899 vor; denn diejenige aus dem Jahre 1895 enthält nichts auf diesen Gegenstand bezügliches.

Die Hansensche Auffassung, nach welcher die Intercellularsubstanz des Knorpels als „Ectoplasma" zur Knorpelzelle gehört, könnte in der Tat geeignet erscheinen, uns die Wachstumsfähigkeit der Intercellularsubstanz verständlicher zu machen. Ich vermag aber meinerseits ebenso wie v. Ebner (1906) diese Aufstellung nicht zu acceptieren, da sie meines Erachtens auf irrtümlicher Beobachtung beruht.

v. Ebner hat bereits 1906 (S. 47) darauf hingewiesen, dass das Ectoplasma Hansens zweifellos bereits gebildete fibrilläre Grundsubstanz ist.

Dieser Ansicht schliesse ich mich an. Ich kann nicht finden, dass es, wie Hansen sagt, Fälle gibt, in denen eine scharfe Sonderung zwischen Knorpelzelle und Grundsubstanz nicht zu ziehen sei oder ein Übergang aus Protoplasma in Grundsubstanz angetroffen werde, ebenso wie ich schon oben (S. 184) in Abrede nehmen musste, dass es möglich sei, „einen direkten Zusammenhang des Protoplasmas oder gewisser echter Protoplasmabestandteile (z. B. der Filarsubstanz) mit gewissen Elementen der Grundsubstanz, z. B. den Bindegewebs- und den elastischen Fibrillen zu konstatieren."

Die Anschauung Hansens, welcher auch Studnička (1903) gefolgt ist, läuft darauf hinaus, dass nicht nur die geformte, sondern auch die ungeformte Intercellularsubstanz aus einer direkten Umwandlung der peripheren Protoplasmaschichten hervorgeht. Nach meiner Ansicht aber gehen aus der Zelle direkt nur Fibrillen in die Intercellularsubstanz über, welche sich dann vermehren und eventuell zunächst einen Mantel um die Zelle bilden: die ungeformte Intercellularsubstanz oder Kittsubstanz dagegen wird, soweit sie nicht schon vorher vorhanden ist, nach Art eines Sekrets von den Zellen abgeschieden.

Den Fibrillenmantel kann man mit Flemming (1897, 1) als einen metamorphosierten Teil des „Zellenleibes, der als Territorium eigentlich zu diesem Leibe zu gehören fortfährt", auffassen. Insofern könnte man ihn wohl als „Ectoplasma", die gesamte Intercellularsubstanz als ein „zusammenhängendes Verschmelzungsprodukt der von den Bildungszellen geschaffenen Ectoplasmen" (Flemming, 1902, S. 13) bezeichnen, dürfte dabei aber nicht vergessen, dass es ausschliesslich ein Strukturteil der Zellsubstanz ist, welcher in das „Ectoplasma" übergeht (allerdings derjenige, welcher in erster Linie „Sitz der vitalen Vorgänge" ist).

Da Hansen aber mit dem Wort Ectoplasma einen anderen Sinn verbindet, möchte ich meinerseits ebenso wie v. Ebner auf die Anwendung dieses Ausdrucks verzichten.

Soweit die Vermehrungs- und Wachstumsfähigkeit der Bindegewebsfibrillen in Frage kommt, hat Hansen, wie aus dem obigen hervorgeht, nur die Auffassung Flemmings, welche bei

diesem wahrscheinlich durch v. Ebners Abhandlung (1896) angeregt war, bestätigt. Es ist daher unrichtig, wenn Hansen vielfach von neueren Autoren als der Begründer dieser Anschauung hingestellt wird. Hansen selbst hat auch niemals einen dahingehenden Anspruch erhoben. Er schreibt 1905, S. 751: „Die Untersuchungen, auf die ich meine oben angeführte Ansicht von der Zelle und der Grundsubstanz begründe, habe ich früher in Kürze dargestellt. Ebendaselbst hob ich kurz hervor und gab ich einige „Beweise" dafür, dass die sogenannten Grundsubstanzen als lebend zu betrachten sind, ebensowohl als die Zellen, d. h. dass sie innerhalb gewisser Grenzen von den Zellen, dem Endoplasma unabhängig eine „formative" Tätigkeit entfalten können. In dieser Beziehung trete ich (von einzelnen, weniger wesentlichen Differenzen abgesehen) völlig den von W. Flemming gegen Weigert aufgestellten Ansichten bei."

Ich bitte zu beachten, dass Hansen in obigem Passus das Wort „Beweise" in Anführungszeichen setzt. In der Tat kann von eigentlichen Beweisen dafür, dass die Fibrillen wachsen, bei Hansen wohl nicht die Rede sein. Solche erblicke ich ausser in meinen eigenen Beobachtungen in denjenigen von v. Ebner (1896), Flemming (1897) und Grönroos (1903), aus welchen hervorgeht, dass die Fibrillen bezw. Fibrillenbündel in starker Vermehrung sein können an Stellen, wo die Zellen spärlich sind oder fehlen. Zur Stütze der Hypothese, dass das Wachstum der Bindegewebsbündel auf dem Wege der Fibrillenspaltung stattfindet, wird ferner von M. Heidenhain (1901, 1, S. 38 und 1902 S. 613 und 620) angeführt, dass man auf dem Querschnitt der Bindegewebsbündel jene eigentümliche Aufstellung der Fibrillen trifft, welche das Bild der sogenannten Cohnheim'schen Felderung erzeugt.

Die Tatsache, dass „die Intercellularsubstanz in sich selbst neue Fibrillen hervorbringen kann," ist nach meiner Meinung noch lange nicht hinreichend gewürdigt worden. Ich glaube, dass z. B. bei der Knorpelbildung dem sekundären Fibrillenwachstum eine viel grössere Bedeutung zukommt, als bisher, z. B. auch von Hansen, angenommen wird. Inmitten der embryonalen Knorpel, aus denen die in meinen Figuren 11—14 wiedergegebenen Zellen stammen, habe ich überhaupt keine Zeichen

einer von den Zellen ausgehenden Collagenbildung finden können. Das gleiche gilt meines Erachtens für die Knochensubstanz, so lange sie noch unverkalkt ist; nach meinen Beobachtungen produzieren nämlich die Zellen (Osteoblasten) Fibrillen der Hauptsache nach nur so lange, wie sie noch ganz jung und klein sind. Von der verkalkten Knochensubstanz dagegen wissen wir seit den Versuchen von Flourens (1847), dass sie nicht durch „Intussusception", sondern durch „Apposition" wächst.[1])

Ich habe oben S. 193—194 in Abrede gestellt, dass die Bindegewebsfasern bei ihrer ersten Entstehung aus den Zellen unter dem Einfluss einer Zug- oder Druckspannung stehen; jedoch muss auch nach meiner Meinung angenommen werden, dass bei dem weiteren Wachstum und der Vermehrung der Fibrillen in der Intercellularsubstanz funktionelle Anpassung und Auslese im Sinne von Roux eine massgebende Rolle spielen.

Literaturverzeichnis.

Arnold, J. (1908): Zur Morphologie des Knorpelglycogens und zur Struktur der Knorpelzellen. Virchows Arch. f. path. Anat., Bd. 194.

Benda, C. (1899): Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verh. d. Physiol. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1898/99.

Derselbe (1902): Über den feineren Bau der glatten Muskelfasern des Menschen. Verh. d. anat. Ges,, Halle a. S.

Boll, Franz (1872): Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Gewebe. Zweite Abteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 8.

Bruni, A. C. (1909): Contributo alla conoscenza dell' istogenesi delle fibre collagene. R. Accad. delle Scienze di Torino, anno 1908/09.

Coca, Arthur F. (1906): Die Bedeutung der „Fibroglia"-Fibrillen. Eine embryologische Studie. Virchows Archiv, Bd. 186.

Dantschakoff, Wera (1908): Untersuchungen über die Entwicklung von Blut und Bindegewebe bei Vögeln. Das lockere Bindegewebe des Hühnchens im fetalen Leben. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 73.

[1]) Was die Knochenbildung anlangt, so sei noch bemerkt, dass ich einerseits der Kritik, welche Nowikoff (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 92, 1909, S. 42) und Neugebauer (Anat. Hefte, Bd. 40, 1909) an einer neuerdings ausgesprochenen Hypothese geübt haben, durchaus beistimme; andererseits kann ich auch nicht glauben, wie aus dem oben gesagten ohne weiteres hervorgeht, dass die Darstellung, welche Disse (1909) gegeben hat, zu Recht besteht.

Disse, J. (1909): Die Entstehung des Knochengewebes und des Zahnbeins. Ein Beitrag zur Lehre von der Bildung der Grundsubstanzen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 73.

Duesberg, J. (1909): Über Chondriosomen und ihre Verwendung zu Myofibrillen beim Hühnerembryo. Verh. d. anat. Ges. in Giessen.

v. Ebner, V. (1896): Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62, 1897.

Derselbe (1906): Über die Entwicklung der leimgebenden Fibrillen, insbesondere im Zahnbein. Sitzgsber. d. Kais. Akad. der Wiss. in Wien, math.-naturw. Kl., Bd. 115, Abt. 3.

Flemming, W. (1882): Zellsubstanz, Kern und Zellteilung.

Derselbe (1891): Zur Entwicklungsgeschichte der Bindegewebsfibrillen. Internat. Beiträge z. wissensch. Medizin, Festschr. f. R. Virchow.

Derselbe (1895): Zelle. Ergeb. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 4, 1894.

Derselbe (1897) 1: Über den Bau der Bindegewebszellen und Bemerkungen über die Struktur der Zellsubstanz im Allgemeinen. Zeitschr. f. Biologie. Bd. 34, N. F. 16.

Derselbe (1897) 2: Über die Entwicklung der collagenen Bindegewebsfibrillen bei Amphibien und Säugetieren. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt.

Derselbe (1897) 3: Morphologie der Zelle. Ergeb. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 6, 1896.

Derselbe (1902): Die Histogenese der Stützsubstanzen der Bindesubstanzgruppe. Handbuch d. vergleich. u. experiment. Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere, herausgeg. v. O. Hertwig, Bd. 3.

Goldschmidt, R. (1909): Das Skelett der Muskelzelle von Ascaris nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. Arch. f. Zellforschg., Bd. 4.

Golgi, C. (1898): Sur la structure des cellules nerveuses. Arch. ital. de Biol., t. 30.

Golowinski, J. (1907): Zur Kenntnis der Histogenese der Bindegewebsfibrillen. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 33.

Grönroos, H. (1903): Bindegewebe ohne Bindegewebszellen. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 22.

Hansen, Fr. C. C. (1899): Über die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen. Anat. Anz., Bd. 16.

Derselbe (1905): Untersuchungen über die Gruppe der Bindesubstanzen. I. Der Hyalinknorpel. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 27.

Heidenhain, M. (1900): Über die Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen. Anat. Anz., Bd. 18.

Derselbe (1901) 1: Über die Struktur des menschlichen Herzmuskels. Anat. Anz., Bd. 20.

Derselbe (1901) 2: II. Struktur der kontraktilen Materie. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 10, 1900.

Derselbe (1902): Das Protoplasma und die kontraktilen Fibrillärstrukturen. Eine Antwort an Herrn Professor Apáthy in Klausenburg. Anat. Anz., Bd. 21.

Henle, J. (1841): Allgemeine Anatomie.

v. Kölliker, A. (1897): Die Energiden von v. Sachs im Lichte der Gewebelehre der Tiere. Würzburger Verhandl., N. F. Bd. 31.

Laguesse, E. (1903) 1: Sur la structure de la capsule de la rate chez l'Acanthias. C. R. de la Société de Biologie, t. 55.

Derselbe (1903) 2: Sur l'histogénèse de la fibre collagène et de la substance fondamentale dans la capsule de la rate chez les Sélaciens. Arch. d'anat. micr., t. 6.

Derselbe (1903) 3: Sur la substance amorphe du tissu conjonctif lâche. C. R. de la Société de Biologie, t. 55.

Derselbe (1904) 1: Substance amorphe et lamelles du tissu conjonctif lâche. C. R. de l'Assoc. des Anat., Toulouse.

Derselbe (1904) 2: Développement des lamelles du tissu conjonctif lâche. C. R. de la Société de Biologie, t. 57.

Loewenthal, N. (1907): Zur Kenntnis der Knorpelzellen. Anat. Anz., Bd. 30.

Lwoff, B. (1889): Über die Entwicklung der Fibrillen des Bindegewebes. Sitzgsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Math.-naturw. Kl., Bd. 98, Abt. 3.

Mall, F. (1891): Das reticulierte Gewebe und seine Beziehungen zu den Bindegewebsfibrillen. Abhandl. d. math.-phys. Kl. d. Kgl. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 17.

Derselbe (1902): On the developement of the connective tissues from the connective-tissue syncytium. Amer. Journ. of Anatomie, vol. 1.

Mallory, F. B. (1903): A hitherto undescribed fibrillar substance produced by connective-tissue cells. Journ. of medical research, vol. 10, Boston 1903/04.

Derselbe (1904): A contribution to the classification of tumors. Journ. of medical research, vol. 13, Boston 1904/05.

Maximow, A. (1906): Über die Zellformen des lockeren Bindegewebes. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 67.

Mc Gill, Caroline (1908): Fibroglia Fibrils in the Intestinal Wall of Necturus and their Relation to Myofibrils. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 25.

Merkel, Fr. (1893): Über das Bindegewebe der Nabelschnur. Verh. d. Gesellsch. d. Naturforscher u. Ärzte, Nürnberg.

Derselbe (1895): Zur Histogenese des Bindegewebes. Verh. d. anat. Gesellsch., 9. Versamml., Basel.

Derselbe (1909): Betrachtungen über die Entwicklung des Bindegewebes. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 38.

Meves, Friedr. (1896): Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 48, 1897.

Derselbe (1907) 1: Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 70.

Meves, Friedr. (1907) 2: Über Mitochondrien bezw. Chondrioconten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz., Bd. 31.

Derselbe (1907) 3: Die Chondrioconten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse Flemmings. Anat. Anat., Bd. 31.

Derselbe (1908): Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 72.

Nowikoff, M. (1909): Über den Chromidialapparat in den Zellen des Subradularknorpels von Haliotis tuberculata. Anat. Anz., Bd. 34,

Pensa, A. (1901): Osservazioni sulla struttura delle cellule cartilaginee. Boll. della Società Medico-chirurgica di Pavia.

Ranvier, L. (1875): Traité technique d'histologie.

Reinke, F. (1894): Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43.

Renaut, J. (1903) 1: Sur la tramule du tissu conjonctif. C. R. de l'Assoc. des Anat., Liège.

Derselbe (1903) 2: Sur la tramule du tissu conjonctif. Arch. d'anat. micr., t. 6.

Retterer, Ed. (1902): Parallèle des ganglions lymphatiques des Mammifères et des Oiseaux. Compt. rend. de l'Assoc. des Anatomistes, Montpellier.

Derselbe (1907): De la structure réticulée de la cellule cartilagineuse. Compt. rend. de la Société de Biol., Paris, t. 63.

Rollet, A. (1871): Von den Bindesubstanzen. Handbuch der Lehre von den Geweben, herausgeg. von S. Stricker, Bd. 1, Kap. 2.

Derselbe (1872): Über die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. Untersuchung. aus d. phys.-hist. Institut in Graz.

Schaffer, J. (1901): Grundsubstanz, Intercellularsubstanz und Kittsubstanz. Anat. Anz., Bd. 19.

Schwann, Th. (1839): Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen.

v. Smirnow, A. E. (1906): Über die Mitochondrien und den Golgischen Bildungen analoge Strukturen in einigen Zellen von Hyacinthus orientalis. Anat. Hefte, I. Abt., Bd. 32.

Spalteholz, W. (1906): Über die Beziehungen zwischen Bindegewebsfasern und -zellen. Verhandl. d. anat. Ges., Rostock.

Spuler, A. (1895): Über Bau und Entstehung des elastischen Knorpels. Sitzgsber. d. phys.-med. Soc. in Erlangen, Heft 27.

Derselbe (1896): Beiträge zur Histologie und Histiogenese der Binde- und Stützsubstanz. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 7.

Derselbe (1899): Beitrag zur Histiogenese des Mesenchyms. Verh. d. anat. Ges., 12. Vers., Tübingen.

Studnička, F. K. (1903) 1: Schematische Darstellungen zur Entwicklungsgeschichte einiger Gewebe. Anat. Anz, Bd. 22, 1902—03.

Derselbe (1903) 2: Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel-, Vorknorpel- und Chordagewebe. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 21.

v. Szily, Aur. (1908): Über das Entstehen eines fibrillären Stützgewebes und dessen Verhältnis zur Glaskörperfrage. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 35.

Unna, P. (1895): Über die neueren Protoplasmatheorien und das Spongioplasma. Vortrag in d. biolog. Abt. des Hamburger ärztl. Vereins. Deutsche Medizinalzeitung, Nr. 98—100.

Van der Stricht, O. (1889): Recherches sur la structure de la substance fondamentale du tissu osseux. Arch. de Biologie, t 9.

Derselbe (1892): Contribution à l'étude de la sphère attractive. Arch. de Biologie, t. 12.

Waldeyer, W. (1895): Über Bindegewebszellen, insbesondere über Plasmazellen. Sitzgsber. d. Kgl. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin.

Weigert, C. (1896): Neue Fragestellungen zur pathologischen Anatomie. Deutsche med. Wochenschrift.

Zachariadès, P. A. (1898) 1: Du développement de la fibrille conjonctive. C. R. de l'Acad. des Sciences, t. 126, 1.

Derselbe (1898) 2: Recherches sur le développement du tissu conjonctif. C. R. de la Société de Biologie.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel II und III.

Die Figuren der Tafel II und III sind mit Zeiss Apochromat 2 mm (Apertur 1,30 oder 1,40) und Kompensationsocular 12 unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates entworfen. Der Abstand der Zeichenebene von der Ebene des Tisches betrug 17½ cm. Sämtliche Figuren sind nach Schnitten durch die unteren Extremitäten von Hühnerembryonen gezeichnet. Die Extremitäten waren mit Flemmingschem Gemisch von der oben angegebenen Zusammensetzung fixiert, die Schnitte mit Eisenhämatoxylin gefärbt, diejenigen, nach welchen die Figuren der Tafel III gezeichnet sind, ausserdem noch mit Säurefuchsin nachgefärbt worden.

Tafel II.

Fig. 1. Aus einem Schnitt durch die untere Extremität eines Embryos von 6 Tagen; links Ectoderm, rechts davon Zellsyncytium des Mesenchyms.

Fig 2. Randpartie einer Sehne von einem sechstägigen Embryo.

Fig. 3. Teil eines Querschnitts durch den Unterschenkel eines achttägigen Embryos. Text S. 153.

Fig. 4. Flachschnitt durch die tiefere Lage des Coriums vom Mittelfuss eines zehntägigen Embryos.

Fig. 5 a—e. Zellen in verschiedenen (aufeinanderfolgenden) Stadien der Mitose, aus dem Coriumdes Mittelfusses eines zehntägigen Embryos. Text S. 154.

Fig. 6—8. Aus Flachschnitten vom Unterschenkel eines zehntägigen Embryos. In Fig. 8 Kern in Mitose. Text S. 154.

Fig. 9 u. 10. Zwei lang spindelförmige Bindegewebszellen aus der tieferen Schicht des Coriums von einem 14tägigen Embryo.

Fig. 11—14. Knorpelzellen aus Skelettstücken der Extremitäten von sechs- bis zehntägigen Embryonen.

Fig. 15. Teil eines Querschnitts durch den Metatarsus eines zehntägigen Embryos. Perichondrale Knochenschale (noch unverkalkt) und Periost.

Fig. 16. Längsschnitt durch einen Knochenbalken, von der Tibia eines 14tägigen Embryos.

Tafel III.

Fig. 17—20. Längsschnitte durch Sehnen der unteren Extremität von einem achttägigen Embryo. Fig. 17 aus der Nähe der Extremitätenspitze, Fig. 18—20 aus weiter proximal gelegenen Teilen derselben Extremität.

Fig. 21. Längsschnitt durch Sehne der unteren Extremität eines 14tägigen Embryos.

Fig. 22—27. Teile von Sehnenquerschnitten, Fig. 22—24 von einem achttägigen, Fig. 25 von einem zwölftägigen, Fig. 26 von einem 14tägigen, Fig. 27 von einem 19tägigen Embryo.

Fig. 28. Aus einem Querschnitt durch den Unterschenkel eines achttägigen Embryos. Rand der Fibula: Knorpel rosa, perichondrale Knochenschale (noch unverkalkt) rot und Periost. Das Rosa des Knorpels (rechts) sollte als homogene Fläche erscheinen, ist aber von dem Lithographen, um eine weitere Platte zu sparen, gekörnt (durch Körner des schon in der Tafel enthaltenen Rot) wiedergegeben worden.

Aus dem physiologischen Institut zu Breslau und dem anatomisch-biologischen Institut zu Berlin.

Zur Histologie der quergestreiften Muskelfaser, insbesondere über deren Querschnittsbild bei der Kontraktion.

Von

Dr. **S. Gutherz.**

Hierzu Tafel IV und V.

Den Hauptgegenstand vorliegender Mitteilung bildet ein Spezialproblem des Kontraktionsvorganges der quergestreiften Muskelfaser: das Verhalten des Querschnittsbildes der tätigen Faser. Hürthle (3, S. 141) hat in seiner kürzlich erschienenen grossen Abhandlung über die quergestreifte Muskelfaser von Hydrophilus piceus L. diese Frage noch unentschieden gelassen. Ihre Wichtigkeit erhellt ohne weiteres aus der Überlegung, dass eine abschliessende Vorstellung über die Gestaltsveränderungen der Muskelfaserbestandteile bei der Kontraktion erst aus einer Kombination der Längenansicht mit dem Querschnittsbilde gewonnen werden kann.

I. Das Querschnittsbild der tätigen Faser.

Eine Durchsicht der Literatur zeigt, dass bereits mehrere Autoren unsere Frage behandelt haben. Ihre Angaben sollen hier nur kurz zusammengestellt werden; ein Teil derselben wird uns nach Bericht der eigenen Befunde noch näher zu beschäftigen haben.

Rollett hat den Querschnitt kontrahierter Muskelfasern an Käfern auf zwei Wegen studiert: 1. (8, S. 44) am frischen Zupfpräparat noch Kontraktionswellen zeigender Fasern, wobei teils das Querschnittsbild an den Enden der Fasern, teils der optische Querschnitt gebogen verlaufender Fasern untersucht wurde; 2. (9, S. 76) an isolierten, auf der Fläche liegenden Scheiben kontrahierter Partien solcher Fasern, welche die eigentümliche Erscheinung des Scheibenzerfalls nach Fixierung des

Tieres in starkem Alkohol gezeigt hatten. Rollett kommt bei der Untersuchung frischen Materials zu dem Resultat, dass das charakteristische Bild der Cohnheimschen Felder während aller Phasen der Kontraktion erhalten bleibe, und auch an den fixierten Muskelscheiben liess sich „die den Cohnheimschen Feldern und den Sarkoplasmabalken entsprechende Zeichnung“ nachweisen.

J. Schaffer (10, S. 24 u. f.) beobachtete an menschlichen in Müllerscher Flüssigkeit fixierten Muskeln (M. orbicularis palpebrarum und oris, sowie einem Augenmuskel) helle und trübe Faserquerschnitte und kam zu der Vorstellung, dass es sich hier nicht immer um zweierlei Faserarten, sondern wahrscheinlich mehrfach um verschiedene physiologische Zustände derselben Faserart handelte. Betreffs der Felderung ergab sich kein durchgreifender Unterschied zwischen den verschiedenen Bildern, ebensowenig in bezug auf die Faserdicke. Immerhin lässt die Schilderung gewisser Charaktere der hellen Faserquerschnitte (weitmaschiges, ausserordentlich feines Sarkoplasmanetzwerk oder fast homogenes Aussehen des Querschnittes), sowie das Vorkommen von „Verdichtungsknoten“ auf der Längsansicht der untersuchten Muskeln vermuten, dass dem Autor hier in der Tat kontrahierte Faserquerschnitte vorgelegen haben. Vielfach scheint es sich um Fasern gehandelt zu haben, die sich in sogenannter Dauer- oder Schrumpfkontraktion befanden. Ähnliche Befunde wurden an Wirbeltieren, besonders an der Reptilien- und Säugetierzunge (S. 87 u. f.), erhoben.

M'Dougall, der sich die Segmente der Muskelsäulchen als von Flüssigkeit erfüllte und von einer Membran allseitig begrenzte Kammern vorstellt und dementsprechend eine auf osmotische Vorgänge gegründete Kontraktionstheorie vertritt, berichtet in der diese Anschauung einführenden Abhandlung (6) auch über das Querschnittsbild kontrahierter Fasern. Es finden sich hier die an fixierten Präparaten ermittelten Angaben: 1. dass bei Flügelmuskeln von Insekten (S. 418) auf dem Querschnitt die das Säulchen umgrenzende Membran in der Ruhe gefaltet, bei Tätigkeit unter gleichzeitiger Zunahme der Säulchendicke glatt erscheine; 2. dass an den Beinmuskeln von Dytiscus marginalis (S. 544), wo die Säulchen radiär um eine zentrale Sarkoplasmamasse angeordnete Lamellen darstellen, die Länge der Säulchenquerschnitte im kontrahierten Zustande des Muskels

ungefähr die gleiche sei wie in der Ruhe. Letztere höchst sonderbar erscheinende Behauptung[1]) wird als wichtige Stütze der Theorie betrachtet.

W. Scheffer (11, 12) machte gelegentlich einer grösseren Versuchsreihe, in der es ihm gelang, am stark ermüdeten Muskel charakteristische histologische Veränderungen nachzuweisen, Beobachtungen über das Querschnittsbild in Tetanus fixierter Froschmuskeln. Er gibt an, dass das Querschnittsbild kontrahierter Fasern, die bei diesem Verfahren nur in gewisser Zahl im Muskel angetroffen werden, dem der „Ermüdungsanschwellung" nahe stehe. Das Bild der letzteren wird so geschildert, dass das polygonale Maschenwerk feinster Körnchen (Fixation mit Alkohol, Färbung nach Giemsa), welches die einzelnen Primitivfibrillen von einander trenne, hier wesentlich gröber sei als beim normalen untätigen Muskel, d. h. dass der Querschnitt jeder einzelnen Primitivfibrille an Grösse zugenommen habe. Ergänzend sei bemerkt, dass nach Scheffer bei Kontraktion resp. Ermüdungsanschwellung die vorerwähnten Körnchen in der Längsrichtung zusammenrücken und in der Querrichtung (infolge der Verdickung der Primitivfibrillen) sich voneinander entfernen.

Hürthle sprach in seiner ersten Mitteilung (2, S. 124) auf Grund der Untersuchung in Tetanus fixierter Beinmuskeln von Hydrophilus piceus die Vermutung aus, dass die hier auf dem Querschnitte der Faser sich zeigende Anordnung der Fibrillen zu Reihen, sowie die Verschmelzung von Feldern zu Leberzellenbalken ähnlichen Gebilden einen Übergang zur Kontraktion resp. den Kontraktionszustand selbst darstelle, lässt aber, wie bereits erwähnt, in der ausführlichen Abhandlung die Frage nach dem Querschnittsbilde der tätigen Faser unentschieden.

Meigs (7) hat die Hypothese M'Dougalls von neuem aufgenommen und in histologisch greifbarerer Form begründen zu können geglaubt. Während nämlich M'Dougall nur eine

[1]) Zusatz bei der Korrektur. Eine inzwischen vorgenommene Untersuchung einzeln in Schnitte zerlegter Beinmuskelfasern von Dytiscus marginalis L. (Methode s. S. 213) zeigte, wie nicht anders zu erwarten, dass die Querschnitte der lamellösen Säulchen bei der Kontraktion ebenso sehr an Länge wie an Breite zunehmen. Überhaupt ergab sich eine völlige Bestätigung der nachfolgend mitgeteilten Befunde an Hydrophilus piceus. Besonderheiten zeigen die interstitiellen Körner, worauf hier nicht eingegangen werden kann. Frisches Material wurde nicht untersucht.

geringe, mikroskopisch kaum nachweisbare Volumzunahme der die Säulchen zusammensetzenden Segmente bei der Kontraktion annimmt, gibt Meigs an, dass das Volumen der Segmente beträchtlich zunehme (S. 116) und zwar auf Kosten des Sarkoplasmas. Letztere Auffassung wird aus dem Studium der Querschnitte kontrahierter (teils in Wärmestarre, teils in Tetanus in Alkohol eingebrachter) Froschmuskeln entnommen, welche im Vergleich zu erschlafften Muskeln eine starke Verbreiterung und beträchtliche Annäherung der Säulchen zeigten. Meigs gibt wohl die Möglichkeit zu, dass die verschiedenen Bilder des tätigen und des erschlafften Muskels nur auf verschiedener Wirkung der histologischen Behandlung beruhen könnten, hält es aber für sehr wahrscheinlich, dass es sich hier um eine Aufnahme von Sarkoplasmabestandteilen in das Säulchen hinein handle (S. 110).

Nicht näher eingegangen werden kann hier auf die kürzlich erschienene Arbeit Holmgrens (1), welche die histologischen Veränderungen der Flügelmuskelfasern verschiedener Libellenarten bei der Kontraktion betrifft und auch das Querschnittsbild sorgfältig berücksichtigt. Einmal handelt es sich um Flügelmuskeln; die so gewonnenen Erfahrungen haben also nicht ohne weiteres Geltung für die quergestreifte Muskelfaser im allgemeinen. Sodann aber fehlt eine Kontrolle der an fixiertem Material erhobenen Befunde am frischen Muskel und gerade hier ist eine solche dringendes Postulat, da Holmgren für die bekanntlich ausserordentlich rasch arbeitenden Flügelmuskeln nicht weniger als vier morphologisch stark abweichende Stadien während einer einzigen Kontraktion annimmt.

a) Untersuchung fixierten Materials.

Gegenüber den erwähnten Angaben sämtlicher Autoren mit alleiniger Ausnahme von Rollett ist der prinzipielle Einwand zu erheben, dass Muskelfaserbündel für die Querschnittsuntersuchung verwendet wurden, wobei im Einzelfalle nicht mit genügender Sicherheit entschieden werden konnte, ob eine vorliegende Muskelfaser wirklich kontrahiert war. Es ergibt sich daher die bereits von Hürthle (3, S. 141) aufgestellte Forderung, eine einzelne Muskelfaser, deren Längenansicht zuvor kontrolliert war, in Querschnitte zu zerlegen.

Dieser Forderung wurde in der vorliegenden Untersuchung, welche an Hinterbein- und Kopfmuskelfasern von Hydrophilus

piceus L. angestellt wurde, zu genügen gesucht. Da mir Fixation mit starkem Flemmingschen Gemisch (vierfach mit Wasser verdünnt), welche an den im Metathorax gelegenen Hinterbeinmuskeln vorgenommen wurde, die klarsten Resultate lieferte, so sei über diese zunächst berichtet. Einem Käfer wurden die erwähnten Muskellagen freigelegt und auf der einen Seite des Tieres die Muskeln etwa in ihrer Mitte quer durchschnitten und von der Unterlage abgelöst, um ihnen eine freie Verkürzung zu gestatten; sodann kam das ganze Präparat auf 24 Stunden in die Fixierungsflüssigkeit. Auf der Seite des Tieres, wo die Muskeln durchschnitten waren, zeigten sich fast alle Fasern und zwar in ganzer Länge kontrahiert, auf der anderen Seite waren erschlaffte und teilweise kontrahierte Fasern gemischt zu finden. Die Fasern von der Seite, auf der die Durchschneidung stattgefunden hatte, wurden zum Studium des kontrahierten Querschnittes benutzt; sie lassen sich mittels Präpariernadeln leicht isolieren. Nicht so einfach ist dieses bei erschlafften Fasern, da das Fixierungsmittel bei ihnen Neigung zum Zerfall in Säulchen resp. Fibrillen bewirkt, sodass beim Zerzupfen häufig die Fasern auseinanderfallen; doch gelang es auch hier, einzelne Fasern zu isolieren. Beim Aussuchen der Fasern wurde besonderer Wert darauf gelegt, dass die Querscheiben, aus denen man sich die Faser zusammengesetzt denken kann, möglichst eben waren und senkrecht auf der Verkürzungsrichtung standen, also Normalstellung (Hürthle) besassen. Die Fasern wurden sodann durch die Alkoholreihe in Xylol überführt und einzeln in Paraffin eingebettet, in welchem sie bei 58° C. nur etwa 10 bis 15 Minuten verweilt hatten. Die von solchen Fasern hergestellten Schnitte (Schnittdicke 5 μ) fallen ebenso schön aus, wie solche von ganzen Muskelstückchen; sie wurden mit Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain gefärbt.

Eine Vorstellung von der Längenansicht solcher Fasern, wie sie zur Herstellung von Querschnitten verwendet wurden, geben die auf Fig. 1 und 2 dargestellten Schnittpräparate. Die Fachhöhe der untätigen Faser (Fig. 1) beträgt 4,5 bis 4,75 μ, die der tätigen (Fig. 2) 1,75 bis 1,8 μ. Es liegt somit eine Verkürzung um ca. 63 % vor, also Kontraktion höchsten Grades. Die unkontrahierte Faser nähert sich (abgesehen von der als feine Punktreihe hervortretenden Z-Linie) der von Hürthle als typisch bezeichneten Form, welche nur anisotrope und isotrope

Schicht zu unterscheiden gestattet. Hingewiesen sei auf die intensiv gefärbten, vorzugsweise im Niveau der isotropen Schicht liegenden interstitiellen Körnchen, die besonders in der tätigen Faser hervortreten, da sie bei der Kontraktion in der Faser-Längsrichtung zusammengeschoben werden. Was nun das Querschnittsbild betrifft, so treten bereits am ungefärbten Präparat und bei schwacher Vergrösserung charakteristische Unterschiede zwischen kontrahierter und unkontrahierter Faser hervor. Die kontrahierte Faser hat einen rundlichen oder ovalen Querschnitt, während die unkontrahierte mehr eckig ist; ferner erscheint der Querschnitt der kontrahierten Faser bedeutend heller als der der unkontrahierten, was, wie die nähere Untersuchung lehrt, auf der schwächeren Lichtbrechung der kontraktilen Elemente beruht. Eine Reihe weiterer Differenzen zeigen sich bei Färbung und stärkerer Vergrösserung, wie aus den Fig. 3—6 zu ersehen ist. Fig. 3 entstammt einer vollständigen Schnittserie einer unkontrahierten Faser, Fig. 4 einer solchen einer kontrahierten Faser. Fig. 5 und 6 stellen Partien derselben Schnitte bei stärkerer Vergrösserung dar. Der bald zu erwähnende Färbungsunterschied zwischen ruhender und tätiger Faser ist in den Fig. 3 und 4 nicht so deutlich, wie an den Präparaten selbst, da im Photogramm der kontrahierten Faser die Verstärkung der Färbung mittels Lichtfilters zu gross ausgefallen war; besser tritt dieser Unterschied an den Fig. 5 und 6 hervor. Während beide Faserarten tingierte Felder und diese von einander trennende helle ungefärbte Räume aufweisen, ist das quantitative Verhältnis dieser beiden Bestandteile ein sehr verschiedenes: die hellen Räume treten in der erschlafften Faser (Fig. 3 und 5) viel deutlicher hervor, während sie in der kontrahierten (Fig. 4 und 6) meist schmäler sind, ja stellenweise (z. B. am linken Rande der Fig. 4) nur mit Mühe zu erkennen sind. Weitere Merkmale beziehen sich auf die Felder selbst, an denen vor allem ihre viel bedeutendere Grösse in der kontrahierten Faser auffällt. Ferner sind bei der erschlafften Faser die Felder von unregelmässiger, häufig rundlicher Form, intensiv mit Hämatoxylin gefärbt und zeigen häufig Auflösung in Fibrillen, die einen hellen zentral gelegenen Raum umgeben[1]); bei der tätigen

[1]) Die Auflösung der Felder in Fibrillen ist in Fig. 5 bei der Reproduktion nicht deutlich herausgekommen, während sie im Originalphotogramm wohl zu bemerken ist.

Faser aber sind die Felder meist polygonal begrenzt, sehr blass gefärbt, ein Auftreten von Fibrillen ist nur selten zu bemerken. Endlich sei erwähnt, dass die interstitiellen Körnchen nur im kontrahierten Querschnitt deutlich hervortreten, wo sie meist in den Knotenpunkten des hellen Geäders (Fig. 6) liegen. Dass sie im Querschnitt der erschlafften Faser seltener zu sehen sind, erklärt sich leicht aus einer Betrachtung der Längsschnittsbilder (Fig. 1 und 2): die Körnchen sind eben in einem Querschnitt gleicher Dicke bei der unkontrahierten Faser spärlicher vorhanden als bei der kontrahierten; überdies kontrastieren sie in der unkontrahierten Faser nicht durch ihre Färbung mit den Feldern.

Das von der untätigen Faser geschilderte Querschnittsbild entspricht der in der Muskelhistologie üblichen Beschreibung fixierter Präparate, wie es denn auch Hürthle (3) als das bei Hydrophilus häufigste Querschnittsbild in seiner Fig. 42 dargestellt hat.

Nur kurz sei der Erfahrungen gedacht, die ich an einzeln untersuchten Kopfmuskelfasern in 90% Alkohol getöteter Tiere machte (Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain). Es wurden hier sogenannte fixierte Kontraktionswellen herausgesucht, und es ergab sich für die erschlafften Teile der Faser ein im wesentlichen ähnliches Bild wie bei Fixation nach Flemming.[1]) Sehr mannigfaltig war dagegen das Querschnittsbild der kontrahierten Partien. Immerhin war doch meist ein deutlicher Gegensatz zu den unkontrahierten Stellen vorhanden. Es fanden sich meist mehr oder minder blassgefärbte, unscharf begrenzte Felder, die häufig sehr dicht lagen und dann zu Leberzellenbalken ähnlichen Reihen verschmolzen erschienen. Schliesslich waren auf dem im ganzen hellgefärbten Querschnitt fast gar keine Feldergrenzen mehr zu erkennen; es traten nur nach Art der interstitiellen Körnchen verteilte feine dunkle Pünktchen hervor. In einem Falle jedoch wies das Bild des kontrahierten Teiles fast durchgehends die für unkontrahierte Fasern typische Felderung und intensive Färbung auf.

[1]) Nur kamen, da es sich um sogenannte reichgestreifte Fasern mit sehr bedeutender Fachhöhe handelte, Querschnitte der anisotropen und isotropen Schicht getrennt zur Beobachtung, wobei an letzterer gewisse Abweichungen (Auftreten sehr feiner, ziemlich gleichförmig verteilter dunkler Pünktchen, die wohl als Fibrillenquerschnitte zu deuten sind) zu bemerken waren. Die Schnittdicke der Alkoholpräparate betrug 3 μ.

b) Untersuchung frischen Materials.

Eine sichere Basis für die Bewertung der Beobachtungen an fixierten Präparaten wurde erst durch Heranziehung frischen Vergleichsmaterials gewonnen. Die Anregung hierzu erhielt ich von Herrn Prof. R. Krause (Berlin) und erlaube mir, auch an dieser Stelle ihm meinen ergebensten Dank hierfür auszusprechen. Ich bediente mich zur Herstellung frischer Querschnitte zunächst der mir von Herrn Prof. R. Krause empfohlenen Methode des Hackpräparates (Zerlegen kleiner Muskelstücke mittels senkrecht aufgesetzten Rasiermessers auf dem Objektträger). Da hierbei eine Veränderung des Querschnittsbildes infolge mechanischer Läsion des Muskels nicht völlig ausgeschlossen erscheint, so griff ich auf die bereits in der Literaturübersicht erwähnte Methode Rolletts zurück, indem ich am frisch ohne Zusatz zerzupften Muskel teils auf den Querschnitt eingestellte Enden von Fasern, teils den optischen Querschnitt umgebogen verlaufender Partien inmitten von Fasern beobachtete. Namentlich das letztere Verfahren dürfte Querschnittsbilder garantieren, die denen lebender Fasern gleichzusetzen sind. Die auf alle drei Weisen zu erzielenden Bilder werden durch Fig. 7 gut veranschaulicht; sie stellt das Querschnittsbild nahe am Ende einer im Zupfpräparat liegenden Faser dar, die bereits keine Kontraktionen mehr zeigte.[1]) Nur ist zu bemerken, dass das Querschnittsbild umgebogen verlaufender Faserpartien kein so scharfes und klares ist, wie in den anderen Fällen, was nicht wundernehmen darf, da ja hier nur in einer bestimmten Ebene ein wirkliches Querschnittsbild vorhanden sein kann, im übrigen aber die Muskelsäulchen einen zur optischen Achse des Mikroskops schrägen Verlauf nehmen und daher das Querschnittsbild häufig überdecken werden. In der Tat gelingt es denn auch an derartigen optischen Querschnitten, bei sorgfältiger Benutzung der Mikrometerschraube, Stellen zu finden, wo die nachfolgend beschriebene Felderung fast ebenso klar hervortritt, wie in den anderen Fällen.

Das für ein an fixierte Muskelpräparate gewöhntes Auge auffallendste an den Querschnittsbildern frischer Fasern ist die minimale Menge des Sarkoplasmas, das in Form eines poly-

[1]) Zur Herstellung frischer Präparate dienten stets die im Metathorax gelegenen Hinterbeinmuskeln von Hydrophilus.

gonalen feinsten Maschenwerks angeordnet ist. In den Knotenpunkten dieses Maschenwerkes liegen in der Regel die stark lichtbrechenden interstitiellen Körnchen; mitunter aber finden sie sich auch in den feinen Sarkoplasmalinien selbst, wie es in Fig. 7 der Fall ist. Die vom Sarkoplasmanetzwerk (meist gradlinig) begrenzten Felder erscheinen heller als das Sarkoplasma und durchaus homogen; von Fibrillen ist keine Spur zu bemerken. Der kleinste Durchmesser der in unserer Figur dargestellten Felder beträgt etwa 2 μ, die meisten Felder haben 3—4 μ Durchmesser, in manchen Feldern, die dann aber langgestreckt erscheinen, beträgt der grösste Durchmesser 6 μ. Eine Auszählung der Felder der Fig. 7 ergab auf den Quadratmillimeter ungefähr 840000 Felder. Hierbei ist indessen zu berücksichtigen, dass es sich um das Querschnittsbild einer Faser handelte, die bereits keine Kontraktionen mehr zeigte, sodass es zweifelhaft ist, ob ein ruhender oder kontrahierter Querschnitt vorliegt. Zwar gelang es mir auch, optische Querschnitte an gebogen verlaufenden Partien von Fasern zu beobachten, die noch von zahlreichen Kontraktionswellen durchlaufen wurden (namentlich in einem Falle, wo dieses Phänomen etwa eine Viertelstunde lang anhielt), doch versäumte ich es, hier Messungen der Felderdurchmesser im Ruhezustande vorzunehmen. Bemerkenswert war, dass interstitielle Körnchen, die ich genau ins Auge fasste, nach Durchgang der Welle in derselben Grösse und Lagerung wieder erschienen wie zuvor. Dies zeigt, dass eine bei jeder Kontraktion geschehende Auflösung der Körnchen und ihre Aufnahme in das Muskelsäulchen hinein, wie sie Holmgren annimmt, für unser Objekt wenigstens höchst unwahrscheinlich ist. Den in Kontraktion begriffenen Querschnitt direkt zu beobachten, gelang mir nicht; dafür läuft der Prozess bei der von mir angewandten Vergrösserung (Zeiss' Apochromat-Immersion 2 mm, Kompens.-Okular 4 und 8) zu rasch ab. Wahrscheinlich sind schwächere Vergrösserungen, wie sie Rollett hier meist anwandte, für die Beobachtung günstiger. Doch glaube ich, keinen Fehler zu begehen, wenn ich annehme, dass der Querschnitt der kontrahierten Faser, abgesehen von der Zunahme der Feldergrösse, mit dem der direkt beobachteten ruhenden Faser identisch ist. Übrigens dürften sich, wie bereits erwähnt, manche der Querschnitte, die man an frischen nicht mehr kontraktionsfähigen Fasern zu sehen bekommt, in

kontrahiertem Zustande befinden, was vergleichende Messungen der Felderdurchmesser wohl leicht ergeben werden.

Als Besonderheit der frischen Querschnittsbilder ist hervorzuheben, dass das stets äusserst feine Sarkoplasmanetzwerk bei verschiedenen Querschnitten (abgesehen von den oben erwähnten Unterschieden) mit verschiedener Schärfe hervortreten kann[1]), und dass es mitunter sogar völlig fehlt; in diesem Falle sind dann nur die interstitiellen Körnchen zu beobachten. Das letztere Verhalten könnte auf rein optischen Verhältnissen beruhen (z. B. auf schräger Lagerung der Säulchensegmente), vielleicht aber — dafür spricht das Vorkommen dieser Bilder bei bestimmten Individuen — beruht es auf individuellen Schwankungen der Sarkoplasmamenge. Hingewiesen sei noch auf die in Fig. 7 dargestellten hellen Pünktchen im Sarkoplasma, die nicht streng an die Knotenpunkte gebunden sind; ob es sich hier um eine besondere Art interstitieller Granula oder um Hohlräume handelt, vermag ich nicht zu entscheiden.

II. Über die Beziehungen zwischen Doppelbrechung, Lichtbrechung und Färbbarkeit der Faserbestandteile.

Um die bereits mehrfach in der Literatur erörterte Frage nach der Beziehung zwischen Doppelbrechung und Färbbarkeit der Faserbestandteile nochmals mittels einer einwandsfreien Methode zu untersuchen, wurde der folgende Weg eingeschlagen. Durch Zerzupfen gewonnene feine Fibrillenbündel in Alkohol fixierter Kopfmuskelfasern von Hydrophilus wurden im polarisierten und im natürlichen Licht sowie nach Färbung mit Hansens Hämatoxylin mikrophotographisch (bei 250facher Vergrösserung) aufgenommen, so dass ein unmittelbarer Vergleich der drei so entstehenden Bilder ermöglicht war. Das Resultat stand in völligem Einklange mit den bekannten Angaben Engelmanns: die doppelbrechende Substanz ist im erschlafften Zustande der Faser stark lichtbrechend und stark färbbar, im kontrahierten Zustande schwach lichtbrechend und schwach färbbar[2]). Färbbar-

[1]) Fig. 7 zeigt ein Bild des Sarkoplasmanetzwerks von mittlerer Schärfe.

[2]) Dass gelegentlich Ausnahmen von diesem als Regel zu betrachtenden Verhalten vorkommen können, zeigt der Fall der auf S. 215 beschriebenen, mittels Alkohol fixierten Faser, deren Querschnitt im kontrahierten Teil die für ruhende Fasern charakteristische Felderung und intensive Färbung aufwies. Diese Faser würde auf der Längenansicht in ihrem kontrahierten Teil offenbar nicht die typische Aufhellung der anisotropen Schicht gezeigt haben.

keit und Doppelbrechung gehen also nicht parallel. Zu bemerken ist hierbei, dass als Farbstoff nur Hämatoxylin zur Verwendung kam, dessen Färbungsintensität im allgemeinen als Ausdruck des dichteren Baues einer Struktur gilt, womit die stärkere Färbbarkeit des stärker lichtbrechenden Bestandteiles im Einklang steht. Beispiele einer derartigen Untersuchung sollen die Fig. 8 und 9 zeigen. Fig. 8 stellt eine untätige Faser vom sogenannten reichgestreiften Typus dar; Zwischenscheibe und Nebenscheiben sind so schwach doppelbrechend, dass sie im polarisierten Licht so gut wie gar nicht hervortreten. Fig. 9 zeigt eine kontrahierte Faserpartie; diese ist im natürlichen Licht bei zwei verschiedenen Tubusstellungen (b = normale tiefe, c = hohe Einstellung), die bekanntlich umgekehrte Helligkeitsverhältnisse der Faserschichten bedingen, abgebildet.

III. Diskussion und Zusammenfassung der Ergebnisse.

Ein Vergleich der frischen und der in Flemmingscher Flüssigkeit fixierten Querschnitte lehrt, dass sowohl im Falle der kontrahierten[1]) als der ruhenden Faser eine bedeutende Schrumpfung der Muskelsäulchen zu konstatieren ist; denn das helle Netzwerk der fixierten Präparate ist nichts anderes als ein System künstlich entstandener Lücken. Aber die Schrumpfung ist eine graduell sehr verschiedene. Sie ist geringer in der kontrahierten Faser, obwohl sie auch hier zur Entstehung grösserer Hohlräume führen kann (z. B. am rechten Rande der Fig. 4), während sie in der ruhenden Faser ausserordentlich gross ist. Auch die an letzterer hervortretenden sehr verschieden grossen Fibrillenquerschnitte werden wir als beliebig zusammengeschrumpfte Teile des im Leben homogen erscheinenden Cohnheimschen Feldes zu betrachten haben, während die wirklichen Fibrillen (d. h. die nächsten nach den Muskelsäulchen anzunehmenden Strukturelemente) wahrscheinlich viel zarter und zahlreicher sind. Die nach Flemming fixierten Querschnitte kontrahierter Fasern stehen also dem frischen Querschnitt viel näher als diejenigen ruhender Fasern;

[1]) Hier wird die schon oben (S. 217) erwähnte Annahme gemacht, dass im Zustande des Überlebens der Querschnitt der kontrahierten Faser, abgesehen von der Zunahme der Feldergrösse, mit dem der direkt beobachteten ruhenden Faser identisch ist.

man könnte von einer grösseren Widerstandsfähigkeit der kontrahierten Faser gegenüber dem Fixierungsmittel reden, ohne freilich damit eine Erklärung für die Erscheinung gegeben zu haben. Dieser Unterschied im Verhalten der kontrahierten und der ruhenden Faser, der mit gewissen Einschränkungen auch für Alkoholpräparate zutrifft, scheint mir Licht auf ein Phänomen zu werfen, das in der Muskelhistologie eine grosse Rolle gespielt hat und im Sinne einer Quellung der anisotropen Schicht gedeutet worden ist, ich meine die im Abschnitt II näher betrachteten Veränderungen der Lichtbrechung und Färbbarkeit der anisotropen Schicht im Kontraktionszustande. Eine gewisse Aufhellung der anisotropen Schicht ist zwar auch an der überlebenden Faser auf der Längenansicht zu beobachten, während eine Kontraktionswelle über sie abläuft; aber sie ist in keiner Weise mit der am fixierten Präparat zu bemerkenden Herabsetzung der Lichtbrechung zu vergleichen. Ich vermute nun, dass die letztere einfach auf der geringeren Schrumpfung der Säulchen im kontrahierten Zustande beruht, da der Grad der Lichtbrechung und Färbbarkeit der anisotropen Schicht stets demjenigen der Schrumpfung des Säulchens parallel zu gehen scheint. Sollte es einmal in Zukunft gelingen, Muskelgewebe ohne jegliche Schrumpfung zu fixieren, so darf man erwarten, dass hier der Unterschied in der Lichtbrechung der anisotropen Schicht zwischen dem kontrahierten und dem Ruhezustande ein verhältnismässig geringer sein wird.

Die Beobachtungen an Querschnitten in Alkohol fixierter kontrahierter Fasern zeigen, dass besonders dieses Fixationsmittel auf das Querschnittsbild einen destruktiven Einfluss übt, der sich in der Verschiedenartigkeit der Bilder äussert. Es ist hierfür besonders der Umstand charakteristisch, dass, während die kontrahierte Partie meist ihr eigentümliche Querschnittsbilder zeigte, in einem Falle auch bei ihr das für den ruhenden Muskel typische Schrumpfungsbild auftrat. Immerhin macht sich im allgemeinen bei Kontraktion eine deutliche Annäherung an das frische Querschnittsbild bemerkbar.

Die Befunde am frischen Querschnitt bestätigen diejenigen, welche R. Krause nach mündlicher Mitteilung an den Verfasser bereits an Vertebraten-Muskeln erhoben hat In dieser Beziehung sei auch auf die Abbildungen hingewiesen, die Krause im Lehrbuch der Histologie von Szymonowicz und Krause (1909, S. 89,

Fig. 67—69) giebt, wo Querschnittspräparate mit Sarkoplasmafärbung dargestellt sind. Sodann ist hervorzuheben, dass die Ergebnisse am frischen Querschnitt im besten Einklange mit denen stehen, die Kölliker an ohne Zusatz untersuchten Gefrierschnitten erzielt hat. Man kann zwar letztere Methode nicht von vornherein der des frischen unbehandelten Präparates gleichsetzen. Jedenfalls aber hat Kölliker (5) in jener kurzen, aber grundlegenden Abhandlung von 1866, in der er die Bezeichnungen „Cohnheimsche Felder" und „Muskelsäulchen" in die Histologie einführte, alles das beschrieben, was am frischen Querschnitt zu ermitteln ist. Verwunderlich erscheint es, dass Rollett über seine an 48 Käferarten vorgenommene Untersuchung von Querschnitten überlebender Fasern nur den kurzen Bericht gibt, das Bild der Cohnheimschen Felder sei bei der Kontraktion erhalten geblieben. Der starke Gegensatz zwischen den frischen Bildern und seinen Alkoholpräparaten kann einem so vorzüglichen Beobachter eigentlich kaum entgangen sein.[1])

Eine kurze Betrachtung erfordern unsere Ergebnisse am Muskelquerschnitt noch in bezug auf die Frage, ob aus ihnen eine Aufnahme von Sarkoplasmabestandteilen in das Muskelsäulchen hinein bei der Kontraktion zu folgern sei, wie Meigs (7) angenommen hat. Mit aller Entschiedenheit ist zu betonen, dass eine derartige Auffassung nur auf Grund der Bilder des fixierten Muskels entstehen kann, nicht aber bei Heranziehung frischen Materials. Tatsächlich ist die Sarkoplasmamenge eine so minimale, dass keine irgendwie nachweisbare Quellung der kontraktilen Substanz infolge von Wasseraufnahme aus dem Sarkoplasma anzunehmen ist. Nachdem Hürthle auf Grund seiner Messungen an der überlebenden Faser eine Quellung der anisotropen Schicht weder auf Kosten der isotropen Schicht noch des Sarkoplasmas konstatieren konnte, findet auch in unseren Ergebnissen die Quellungstheorie keine Stütze. Betrachten wir den Kontraktionsvorgang in bezug auf ein einzelnes Muskelsäulchen, so können wir nach den Erfahrungen der letzten Zeit nicht viel mehr aussagen, als dass das Muskelsäulchen sich verkürzt und verdickt. Eine Abweichung von diesem Satze stellen nur gewisse Veränderungen im Niveau der isotropen Schicht dar (so hat Hürthle

[1]) Ausführliche Übersichten der Literatur der Cohnheimschen Felder haben Knoll (4, S. 643) und Schaffer (10, S. 13) gegeben.

eine Höhenzunahme der isotropen Schicht bei der Kontraktion gefunden), die aber zu einer Analyse des Kontraktionsphänomens in keiner Weise ausreichen.

In den folgenden Sätzen seien die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung zusammengefasst:

1. Das der überlebenden Faser zukommende, vornehmlich durch die ausserordentliche Feinheit des Sarkoplasmanetzwerks gekennzeichnete Querschnittsbild wird durch das Fixationsmittel in wesentlicher Weise unter Schrumpfung der Muskelsäulchen verändert; diese Veränderungen treten weit stärker an der ruhenden Faser hervor, während die kontrahierte Faser der überlebenden viel näher steht.
2. Die an fixierten Präparaten zu beobachtende starke Abnahme der Lichtbrechung und Färbbarkeit der anisotropen Schicht im Kontraktionszustande beruht zum Teil auf der geringeren Schrumpfung der Säulchen bei der tätigen Faser.
3. Die Ansicht von Meigs, dass bei der Kontraktion eine Aufnahme von Sarkoplasmabestandteilen in das Muskelsäulchen hinein stattfände, erklärt sich aus der Zugrundelegung fixierten Materials, dessen Struktur mit der des überlebenden nicht übereinstimmt.
4. Der Kontraktionsvorgang, am einzelnen Muskelsäulchen betrachtet, stellt sich im wesentlichen als eine einfache Verkürzung und Verdickung dar, eine Erscheinung, welche bisher keine weitere mikroskopische Analyse zulässt.

Berlin, Mitte August 1909.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Geheimrat K. Hürthle, der mir die Anregung zur vorliegenden Untersuchung gab, hierfür und für die stetige freundliche Förderung derselben sowie Herrn Geheimrat O. Hertwig für das liebenswürdige Interesse, das er der in seinem Institut zu Ende geführten Arbeit entgegenbrachte, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Mein ergebenster Dank gebührt sodann Herrn Dr. W. Scheffer (Berlin), wissenschaftlichem Mitarbeiter der Firma Carl Zeiss, für die freundliche Herstelluug der den Fig. 1—7 zugrundeliegenden vorzüglichen Mikrophotogramme. Sie haben mir die Darstellung der Befunde in wesentlicher Weise erleichtert.

Literaturverzeichnis.

1. Holmgren, E.: Studien über die stofflichen Veränderungen der quergestreiften Muskelfasern. Skandinav. Arch. f. Physiol., Bd. 21, 1909, S. 287.
2. Hürthle, K.: Über die Struktur des quergestreiften Muskels im ruhenden und tätigen Zustande und über seinen Aggregatzustand. Biolog. Centralbl., Bd. 27, 1907.
3. Derselbe: Über die Struktur der quergestreiften Muskelfasern von Hydrophilus im ruhenden und tätigen Zustand. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 126, 1909.
4. Knoll, Ph.: Über protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskulatur. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Bd. 58, 1891.
5. Kölliker, A.: Über die Cohnheimschen Felder der Muskelquerschnitte. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 16, 1866, S. 374.
6. M'Dougall, W.: On the Structure of Cross-striated Muscle, and a Suggestion as to the Nature of its Contraction. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 31, 1897, p. 410.
7. Meigs, E. B.: The Structure of the Element of Cross-striated Muscle, and the Changes of Form which it undergoes during Contraction. Zeitschrift f. allg. Physiol., Bd. 8, H. 1, 1908, S. 81.
8. Rollett, A.: Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern. II. Teil. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Bd. 51. 1886.
9. Derselbe: Untersuchungen über Kontraktion und Doppelbrechung der quergestreiften Muskelfasern. Ibidem, Bd. 58, 1891.
10. Schaffer, J.: Beiträge zur Histologie und Histogenese der quergestreiften Muskelfasern des Menschen und einiger Wirbeltiere. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Bd. 102, Abt. III, 1893, S. 7.
11. Scheffer, W.: Über eine mikroskopische Erscheinung am ermüdeten Muskel. Münch. med. Wochenschr., Jahrg. 49, Nr. 24, 1902, S. 998.
12. Derselbe: Weiteres über mikroskopische Erscheinungen am ermüdeten Muskel. Wien. klin. Rundschau, 1903, Nr. 19.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IV und V.

Die Photogr. 1—7 wurden von Herrn Dr. W. Scheffer im Laboratorium der Firma Carl Zeiss (Berlin), Photogr. 8 und 9 vom Verfasser im physiologischen Institut zu Breslau hergestellt. Sämtliche abgebildeten Präparate stammen von Hydrophilus piceus L. Die Fasern der Fig. 1—7 sind den im Metathorax gelegenen Hinterbeinmuskeln entnommen. (Fig. 1—6: Fixation der freigelegten Muskeln mit vierfach verdünntem Flemmingschen starken Gemisch, Schnittdicke 5 μ, Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain.) Fig. 8 und 9 zeigen Kopfmuskelfasern (Fixation durch Einbringen des ganzen Tieres in 90% Alkohol).

Fig. 1. Längsschnitt einer ruhenden Faser. Vergr. 1000. Text S. 213.
Fig. 2. Längsschnitt einer kontrahierten Faser. Vergr. 1000.
Fig. 3. Querschnitt einer einzeln eingebetteten ruhenden Faser vom Typus der Fig. 1. Vergr. 500. Text S. 214.
Fig. 4. Querschnitt einer einzeln eingebetteten kontrahierten Faser vom Typus der Fig. 2. Ausser mehreren unter dem Sarkolemm befindlichen Kernen zwei atypisch zentral gelegene. Vergr. 500. Text S. 214.
Fig. 5. Ein Teil desselben Querschnittes wie in Fig. 3. Vergr. 1000.
Fig. 6. Ein Teil desselben Querschnittes wie in Fig. 4. Vergr. 1000.
Fig. 7. Querschnittsbild nahe am Ende einer keine Kontraktionen mehr zeigenden Faser im frischen Zupfpräparat ohne Zusatz. Vergr. 1000. Text S. 217.
Fig. 8. Fibrillenbündel aus einer ruhenden Faser vom reichgestreiften Typus, a) in polarisiertem, b) in natürlichem Licht, c) nach Färbung mit Hansens Hämatoxylin. Vergr. 250. Text S. 219.
Fig. 9. Fibrillenbündel aus einer kontrahierten Faser, a) in polarisiertem Licht, b) in natürlichem Licht bei tiefer (normaler) Einstellung, c) in natürlichem Licht bei hoher Einstellung, d) nach Färbung mit Hansens Hämatoxylin. Vergr. 250.

Aus dem pathologischen Museum der Universität.

Das Zentralnervensystem der Cetaceen.

III. Die Furchen und Windungen des Grosshirns von Balaenoptera rostrata Fabr.

Von

Bernhard Rawitz, Berlin.

Hierzu Tafel VI und VII und 2 Textfiguren.

Bei meinem Aufenthalt auf der Bäreninsel im Sommer 1899[1]) konnte ich mir das Gehirn einer Balaenoptera rostrata Fabr. verschaffen. Mit Hammer und Meissel habe ich in mehr als fünfstündiger Arbeit die Schädeldecke des wenige Stunden nach der Erlegung eingelieferten Tieres abpräpariert. Freilich konnte ich den Rat von Guldberg[2]), das Gehirn zugleich mit der Dura herauszunehmen, nicht ausführen, da die Dura beim Meisseln vielfach angerissen worden war und daher zu befürchten stand, dass das Gehirn, wenn ich es mit dem Duralsack aus der Schädelhöhle hob, an den Rissstellen hernienartig hervorgequollen wäre. Es ist dies eine Tatsache, die ich wiederholt beim Präparieren von Gehirnen weniger grosser Säuger gefunden habe.

Das frische Gewicht des Gehirns konnte ich nicht feststellen, da mir dazu alles auf der Bäreninsel fehlte. Das Gehirn wurde unverletzt aus dem Schädel herausgehoben und in 10 Liter 10% Formol gebracht. Die Flüssigkeit wurde nach 24 Stunden weggegossen und nunmehr das Gehirn in 40 Liter 10% Formol gelegt. So wurde es nach Deutschland transportiert. Hier in Berlin kam es in ein Glasgefäss, das zirka 6 Liter 10% Formol enthält; die Flüssigkeit habe ich etwa alle zwei Jahre erneuert.

Die Grössenmaße, die ich in folgendem gebe, sowie die ganze makroskopische Schilderung stammen also vom konservierten

[1]) Rawitz: Über Megaptera boops. Fabr., nebst Bemerkungen zur Biologie der norwegischen Mystacoceten. Arch. f. Naturgesch., 1900.

[2]) G. A. Guldberg: Über das Zentralnervensystem der Bartenwale. In: Christiania Videnskabs-Selskabs Forhandlinger, 1885, Nr. 4. Christiania 1885.

Material. Doch ist zu sagen, dass dieses in seinem äusseren Aussehen vom frischen Gehirn kaum merklich abweicht. Es können daher die folgenden Angaben Anspruch auf Genauigkeit machen, d. h. darauf, im wesentlichen die Verhältnisse auch des frischen Gehirns wiederzugeben. Zum besseren Verständnisse meiner Schilderung muss ich bitten, Guldbergs bereits erwähnte klassische Beschreibung der Oberfläche eines Gehirns von Balaenoptera musculus zur Hand zu nehmen. Ich habe mich der von Guldberg gewählten Bezeichnung der Gyri und Furchen streng angeschlossen, um so eine genaue Vergleichung zu ermöglichen. Es war nicht meine Absicht, diese Untersuchung weiter auszudehnen, d. h. die Grosshirnoberfläche von Phocaena communis, die ja längst genau bekannt ist, und von anderen Säugern heranzuziehen. Sondern ich wollte und will nur einen kleinen Beitrag zur Kenntnis der Grosshirnoberfläche der Mysticeten liefern. Deswegen habe ich auch darauf verzichtet, die mir wohlbekannten, nach Guldberg erschienenen hervorragenden Arbeiten zu zitieren.

Dorsalfläche. Fig. 1, Taf. VI. (Die in natürlicher Grösse gezeichneten Figuren wurden für die Reproduktion auf $^2/_3$ reduziert.) Ganz auffallend gross — cfr. hierzu Guldberg — ist die Asymmetrie des Gehirns, indem die rechte Hemisphäre viel grössere Dimensionen zeigt als die linke. Der grösste Durchmesser in kapitokaudaler Richtung, der allerdings schräg vom vorderen Ende der Hemisphäre in der Nähe der Fissura longitudinalis nach dem hinteren spitzen Pole, also von vorn und innen nach hinten und aussen, gemessen werden musste (Fig. 1), beträgt rechts 23 cm 6 mm, links 23 cm 4 mm. Als hinterer spitzer Pol ist rechts derjenige Punkt gemeint, der in der Nähe des Cerebellum am weitesten nach hinten vorspringt. Dass er sehr viel weiter kaudalwärts reicht als der linke, zeigt der Anblick der Fig. 1 ohne weiteres. Die grösste Breite der rechten Hemisphäre beträgt 13 cm 7 mm, die der linken 11 cm 9 mm. Wie Fig. 1 (Taf. VI) lehrt, ist die rechte Hemisphäre an ihrem äusseren Rande fast in dessen ganzer Ausdehnung konvex und nur an einer kleinen, wenig langen Stelle leicht konkav eingebuchtet. Die linke Hemisphäre dagegen ist von der Stelle ab, wo sie von vorn nach hinten umbiegt, halbmondförmig eingesenkt. Hier ist die linke Hemisphäre am schmalsten; sie misst nur 9 cm 8 mm, während an

der korrespondierenden Stelle die rechte Hemisphäre 11 cm 3 mm breit ist. Die Hemisphären weichen kaudal sehr früh auseinander, sodass die Corpora quadrigemina fast in ihrer ganzen Ausdehnung frei liegen (Fig. 1). Ich kann allerdings nicht entscheiden, ob damit das natürliche Verhalten gegeben ist. Guldberg, der das Gehirn von Bal. musculus abbildet, das er im Duralsacke herausgehoben hatte, zeichnet ein solches Verhalten von seiner Spezies nicht. Möglich also, dass hier bei Bal. rostrata ein artifizieller Zustand vorhanden ist, der dadurch entstanden ist, dass das Gehirn ohne Duralsack herausgehoben wurde. Ich brauche wohl kaum des Näheren zu beweisen, dass dieses, vielleicht künstliche, Zurseitefallen der Hemisphären für die vorhin gegebenen Grössenmaße gänzlich bedeutungslos ist. Auch Guldberg zeichnet bei Bal. musculus nicht geringe Asymmetrien zwischen rechts und links; auch nach diesem Forscher ist die rechte Seite voluminöser als die linke. Aber wie ein Vergleich der beiderseitigen Abbildungen lehrt, ist bei Rostrata, wenigstens bei meinem Exemplare, die Asymmetrie viel extremer als bei Musculus. Hierzu ist zu bemerken, dass die von mir geschilderten und noch zu schildernden Asymmetrien in solchem Grade nicht auch bei anderen Gehirnen anderer Individuen von Rostrata vorzukommen brauchen. Ich würde nicht im geringsten erstaunt sein, wenn andere Forscher an den Gehirnen von anderen Individuen der Bal. rostrata geringere Asymmetrien, vielleicht auch grössere finden würden. Wir wissen ja seit langem durch Sars, dass alle Organe der Cetaceen bei den verschiedenen Individuen der einzelnen Spezies eine ungemein grosse Amplitude der Variation zeigen.

Guldberg hat schon für Bal. musculus hervorgehoben, dass die Furchen und Windungen der dorsalen Grosshirnoberfläche im wesentlichen sagittale Ausdehnung zeigen, d. h. vorwiegend in kapitokaudaler Richtung sich erstrecken. Und ferner hat dieser Gelehrte darauf hingewiesen, dass die transversalen Furchen wenig oder gar nicht ausgesprochen sind. Dies trifft unbedingt auch für Rostrata zu. Ohne weiteres lehrt ein Blick auf meine Figur 1, dass einzig und allein die kapitokaudalen Furchen gut ausgeprägt sind. Die überaus zahlreichen Querfurchen, welche die recht beträchtliche Zerklüftung der Gehirnoberfläche bewirken, erscheinen nirgends als grosse, charakteristische und charakterisierende Züge, sondern machen allenthalben einen, ich möchte

sagen, verkümmerten oder abortiven Eindruck.[1]) Wohl erscheint die Grosshirnoberfläche der Cetaceen, in specie von Bal. rostrata, überaus windungsreich; aber dieser Zustand wird nicht wie bei Mensch, Orang, Gibbon etc. durch Sagittal- und Transversalfurchen erreicht, sondern ausschliesslich durch erstere, die besonders tief sind. Selbst bei Bos ist die Entwicklung der Querfurchen beträchtlicher, ebenso auch bei Equus. Guldberg zeichnet (l. c. Pl. IV, Fig. 5) und beschreibt von Musculus eine Anzahl sagittaler Furchen, die bei Rostrata in dieser Schärfe, wie er sie hervorhebt, nicht ausgesprochen sind. Ja ich muss bekennen, dass sehr oft viel guter Wille meinerseits aufgewandt werden musste, um die Guldbergschen Bezeichnungen auf das hier zu beschreibende Gehirn anzuwenden. Nicht, dass nicht scharf ausgesprochene Sagittalfurchen auch bei Rostrata, wie bei Musculus, vorhanden wären. Aber sie zeigen allenthalben so unregelmässige Unterbrechungen, sind ferner so sehr verschieden von den Guldbergschen Furchen gelagert, dass ich auf meine Übertragung der Guldbergschen Bezeichnungen auf das Rostrata-Gehirn mich nicht unbedingt festlegen möchte. Ich gebe daher die folgenden Daten unter aller Reserve, bringe sie, um eine Homologisierung der Hirnoberfläche von Rostrata und Musculus

[1]) Ich möchte hier bei dieser Gelegenheit eine Angabe eines alten Anatomen ausgraben, die mir von höchstem Interesse zu sein scheint und die offenbar völlig und unverdienterweise vergessen worden ist. In seiner Abhandlung: „Beiträge zur Anatomie des Delphins", erschienen in der „Zeitschrift für Physiologie" von Tiedemann und Treviranus, Bd. 5, Heft 2. Heidelberg und Leipzig 1835, macht der Anatom Mayer darauf aufmerksam, dass zwischen der Zahl der Hirnwindungen und der der Darmwindungen eine grosse Übereinstimmung herrsche. Wie ich hinzufügen möchte: es existiert ein Parallelismus, keine Korrelation. Mayer will durch seine Notiz die Gallsche Phrenologie widerlegen. Ich glaube: in unserer Zeit, wo es noch immer Menschen gibt, welche mit der Zahl und Tiefe der Hirnwindungen die Intelligenz für direkt proportional halten, dürfte diese von Mayer konstatierte Tatsache von Wert sein. Denn eine Tatsache ist es; unsere „Alten" konnten eben beobachten. Nur ein Beispiel. Der Hund hat als Fleischfresser einen Darmkanal, der sehr windungsarm ist. Gleichzeitig hat auch dieses intelligente Tier ein überaus windungsarmes Gehirn. Der Ochse, der noch nirgend in der Welt als Spezimen der Intelligenz gegolten, hat ein sehr windungsreiches Gehirn und er hat als Herbivore einen sehr windungsreichen Darm. Aus jeder vergleichenden Anatomie kann man sich beliebig viel andere Beispiele heraussuchen.

zu ermöglichen, und möchte dabei den Wunsch und die Hoffnung aussprechen, dass anderen Forschern Rostrata-Gehirne zu Gebote stünden, die weniger aberrant in ihren groben Verhältnissen sich zeigen. Wenn ich nunmehr die Homologisierung versuche, so will ich vorausschicken, dass die linke Hemisphäre noch allenfalls in die Guldbergsche Bezeichnung sich fügt, dass dagegen die rechte, trotz ihrer zum Teil sehr breiten und tiefen Furchen, kaum in das Schema hineinpasst.

Als Fissura coronalis bezeichnet Guldberg in seiner Figurenerklärung eine Fissur auf der linken Hemisphäre von Musculus — sie ist auf dem Guldbergschen Bilde rechts nicht in derselben Weise entwickelt —, die vom vorderen Rande des Grosshirns bogenformig zum hinteren zieht und nirgends eine Unterbrechung erkennen lässt. Sie geht am hinteren Rande in die Fissura suprasylvia über. Auf der linken Seite des Rostrata-Gehirns ist, wie meine Figur 1 lehrt, diese Fissur wesentlich anders gestaltet. Denn was ich als Fissura coronalis (F. c.) glaube deuten zu können, erscheint als eine zweimal unterbrochene, in ihrem Verlaufe sehr ungleichmässig breite und tiefe Furche. Ihr kaudales Ende habe ich in Anlehnung an Guldberg als Übergang zur Fissura suprasylvia (F. ss.) der Gehirnbasis bezeichnet, ob ich gleich nicht sicher bin, dass diese Bezeichnung absolut richtig ist. Andererseits ist auf der linken Rostrata-Hemisphäre keine andere Furche vorhanden, welche mit der Fissura coronalis des Musculus-Gehirns homologisiert werden könnte. Auf der rechten Seite des Rostrata-Gehirns liegen die Verhältnisse noch undeutlicher, indem die F. c. in ihrem vorderen Verlaufe einen stellenweise breiten und tiefen Graben darstellt, der dann innerhalb der vorderen Hälfte blind endet. Neben, d. h. nach innen von diesem blinden Ende, liegt eine breite und tiefe Grabenfurche, die Fissura suprasylvia (F. ss.), welche bis zum hinteren Hirnende zieht.

Die Fissura ectosylvia anterior und medio-postica (F. e. und F. e.[1]) entsprechen links ziemlich genau der Guldbergschen Angabe. Auf der rechten Seite des Rostrata-Gehirns kann ich sie aber nicht unterscheiden, denn hier ist solch ein Wirrwarr von kurzen und flachen Sagittalfurchen und kleinen, unbedeutenden aber zahlreichen Transversalknickungen vorhanden, dass jeder Homologisierungsversuch aussichtslos bleibt.

Die Fissura lateralis anterior (F. l. a.) erweitert sich auf der linken Seite des Rostrata-Gehirns am kaudalen Ende zu einer breiten, aber relativ flachen Bucht, der Fissura lateralis (F. l.), und geht am kapitalen Ende in die Fissura coronalis über. Bei Musculus endet sie dagegen nach Guldberg in der Nähe der F. c. blind. Sie ist am Rostrata-Gehirn die am besten auf der linken Seite ausgeprägte Furche, weicht aber von der des Musculus-Gehirns nicht bloss durch die eben erwähnte Kommunikation mit der Fissura coronalis ab. Denn während sie bei Musculus nach Guldbergs Zeichnung nur wenige und nur flache Transversalfurchen abgibt, besitzt sie bei Rostrata eine überaus reichliche Verzweigung. Die von ihr abgehenden Transversalfurchen sind tief und mitunter beträchtlich lang; an einer Stelle findet sogar eine Kommunikation mit dem mittleren Teil der Fissura coronalis statt (mit einzelnen Strichen auf der Skizze gezeichnet). Wesentlich anders verhält sich die Furche auf der rechten Seite, so anders, dass ich sie auf der Skizze mit einem Fragezeichen versehen habe. Denn hier ist nur ein in der Mitte der dorsalen Grosshirnfläche beginnender, sehr unregelmässig gestalteter Graben vorhanden, der kaudal sich in einen schmalen Spalt verliert, welcher zum Kleinhirn hinführt. Ich halte diesen Graben für die verkümmerte Fissura lateralis, weil sonst rechts kein Homologon für diese Furche vorhanden wäre. Das lehrt meine Fig. 1, wie ich glaube, zur Evidenz.

Die Fissura praesylvia (F. ps.) ist auf der linken Seite bei Rostrata um ca. $1^1/_2$ cm länger als bei Musculus und liegt ebenfalls ziemlich dicht am medialen Rande der Hemisphäre.

Rechts dagegen erscheint sie nicht deutlich ausgeprägt. Denn was ich glaubte, allenfalls als diese Fissur auf der rechten Seite ansprechen zu sollen (F. ps.?), das hat doch einen so abweichenden Verlauf, dass diese Furche vielleicht (!) als der vordere Teil der Fissura lateralis zu betrachten ist.

Der Sulcus ectolateralis (S. ectl.), der auch bei Guldberg auf der linken Seite fehlt, ist bei Rostrata kaum angedeutet vorhanden, sodass ich ihn in der Skizze nur durch die Bezeichnung, nicht aber durch besondere Farbe kenntlich gemacht habe. Tatsächlich zeigt ein Blick auf meine Figur 1, dass man von einem Sulcus ectolateralis bei Rostrata streng genommen nicht sprechen

kann. Der Sulcus confinis unterscheidet sich von dem bei Musculus nicht.

Sehr gross ist also die Differenz der Furchen der dorsalen Grosshirnfläche zwischen den beiden Spezies der Balaenopteriden. Sind bei Bal. musculus die Furchen noch relativ leicht erkennbar, so ist dies bei Bal. rostrata mit erheblichen Schwierigkeiten verknüpft. Der Wirrwarr an Windungen, Buchten und Furchen, welchen das Grosshirn des Zwergwals zeigt, ist kaum zu lösen und dies ist wohl hauptsächlich darauf zurückzuführen, dass die Transversalfurchen nirgends über das Stadium kurzer, unregelmässig verlaufender Spalten herauskommen.

Die Gyri. Nicht geringere Schwierigkeiten, als die Homologisierung der Furchen, bietet die der Gyri. Und ich bin daher auch hier nicht sicher, ob ich in meinem Bestreben, die Resultate der trefflichen Guldbergschen Arbeit an meinem Material zu verifizieren, überall das richtige getroffen habe.

Schon die Partie, welche Guldberg als Lobus anterior bezeichnet, ist in meinem Material nicht in der gleichen Weise ausgeprägt. Lässt sie sich links (L. a.) allenfalls noch als eine unregelmässige Folge kleiner Gyri betrachten, so zeigt sich rechts nichts dem ähnliches. Das soll nicht heissen, dass ein Lobus anterior nicht vorhanden ist, sondern nur, dass seine Abgrenzung gegen die Nachbarschaft eine so unbestimmte und unklare ist, dass der Lobus als distinktes Gebilde sich nicht darstellt. Durch die ungemeine Variabilität, welche die Grosshirnoberfläche des Rostrata-Gehirns zeigt, ist eben die Einteilung nur schwer erkennbar.

Der Gyrus medialis (G. m.) weicht nicht minder ab; seine Einteilung in G. m. externus und internus (G. m. e. und G. m. i.) ist links gar nicht wahrnehmbar, rechts in einer Weise, die streng genommen keinen Vergleich mit der Guldbergschen Figur zulässt.

Der Gyrus suprasylvius (G. sp.), der an meinem Material rechts mit dem G. m. e. kaudal vereint ist, erscheint auf der linken Seite als ein schmales Konvolut sehr ungleicher Windungen und Furchen.

Der Gyrus Sylvii superior (G. S. s.) gleicht noch am meisten dem von Musculus, ebenso der Gyrus Sylvii inferior (G. S. i.), der aber rechts nicht ausgesprochen ist.

Das Charakteristische der dorsalen Gehirnoberfläche von Rostrata und nach Guldbergs Figur auch von Musculus besteht also, wie schon bemerkt, in dem Mangel ausgedehnter Transversalfurchen. Daher sind hier Lappen im anatomischen Sinne kaum zu unterscheiden. Bei allem Windungsreichtum, bei aller Zerklüftung durch verschieden grosse und verschieden tiefe Seitenfurchen zeigt die Dorsalfläche vom Balaenopteriden-Gehirn eine grosse Monotonie infolge der unbedingten Vorherrschaft der Sagittalfurchen.

Maße einiger dorsaler Furchen. Höhe des Gehirns (von der Basis bis zum höchsten Punkte der Wölbung der Dorsalfläche) rechts und links 10 cm; Tiefe der Fissura longitudinalis 5,2 cm, der Fissura lateralis 2,7 cm, der F. e. 1,7 cm. Das Centrum semiovale bietet keine Besonderheiten. Die Schnittfläche des Grosshirns zeigt geringe Windungen.

Ventralfläche (Fig. 2, Taf. VII). Auch hier ist es überaus schwer, alle Einzelheiten, welche Guldberg vom Gehirn der Bal. musculus beschreibt und abbildet, am Rostrata-Gehirn wieder zu erkennen. Es zeigt sich dies gleich beim Gyrus Sylvii inferior (G. S. i. Fig. 2, Taf. VII), der, wie man glauben müsste, gleich der Fissura Sylvii (F. S.) eine konstante, d. h. im wesentlichen allenthalben die gleichen Eigentümlichkeiten darbietende Abteilung der Gehirnoberfläche darstellen müsste. Guldberg sagt über diesen Gehirnteil wörtlich (l. c. pag. 113 ff.): „Er bildet die zunächst um die Fiss. Sylvii gelegene Partie und besteht aus mehreren längslaufenden Windungen, die bisweilen zwei Etagen bilden und dann wieder durch querlaufende Sulci in viele sekundäre Gyri geteilt sind. Die hintere Partie besitzt eine grössere Mächtigkeit als die vordere. Ebenso, wie die über ihm liegende Windungspartie, entspringt dieser Gyrus aus einer der Fiss. rhinalis post. entlanglaufenden Windung und zeigt sich als ein ziemlich schmaler Wulst auf der Unterfläche der Temporalpartie, wo er den hinteren Rand der Vallecula Sylvii darstellt; in seinem Verlauf nach aussen und oben nimmt er aber an Breite zu. . . . In seiner mittleren Partie bildet er zwei Etagen. Die Partie vor der Fiss. Sylvii läuft gerade von aussen nach innen, ist aber auf der Basalfläche nicht scharf von der folgenden geschieden. In dem Fall, wo

mehrere parallellaufende Fissuren auftreten, z. B. in der hinteren Partie der linken Hemisphäre bei B. musculus, und auch bei B. borealis, wird dieser Gyrus in konzentrisch umeinander liegende kleinere Gyri zerlegt. Von diesen pflegen die am meisten lateral gelegenen die grössten Dimensionen anzunehmen. Bei B. borealis ist unser Gyrus auf der rechten Seite einfach, auf der linken aber in seinem hinteren Teile doppelt.“ Guldberg zitiert noch einige Autoren und erwähnt dabei eine Angabe von Serres und Gratiolet, wonach bei Rostrata der vordere Teil breiter sein soll, als der hintere. Ist die letztgenannte Beobachtung der französischen Autoren richtig, dann würde das von ihnen untersuchte Individuum sich von demjenigen, dessen Gehirn mir zur Verfügung stand, ebenso scharf unterscheiden, wie mein Rostrata-Gehirn von dem Musculus-Gehirn Guldbergs. Denn vergleicht man des trefflichen norwegischen Anatomen oben wörtlich angeführte Schilderung und seine Abbildung mit der von mir gegebenen Fig. 2 (Taf. VII), dann wird man viele Mühe und guten Willen aufwenden müssen, um auch nur einen Teil jener Daten wiederzufinden. Das beweist eben die ungeheuere Variabilität des Mysticeten-Gehirns. Die Fissura Sylvii des Rostrata-Gehirns (Fig. 2, F. S.) ist links gut ausgeprägt, rechts dagegen nur halb vorhanden, denn es fehlt ihr die Fortsetzung bis zum Hirnrande. Und der Gyrus Sylvii inferior (G. S. i.) zeigt nichts von dem, was Guldberg so klar schildert. Die kapitalwärts von der Fissura Sylvii gelegene Partie des Gyrus ist rechts ein Konvolut unregelmässiger Windungen, während sie sich links gegen die vorderen Hirnpartien gar nicht absetzt. Der kaudalwärts von der Fissur gelegene Gyrusabschnitt erscheint rechts als ein dreieckiger Hirnteil, der seine Spitze gegen die Opticuskreuzung richtet. Links ist er eine zwerchsackartig geknickte Windung, welche die offene Seite der Knickung gegen den Tractus opticus (T. o.) kehrt.

Der Gyrus Sylvii superior (G. S. s.) ist bei meinem Rostrata-Exemplar weder eine ziemlich lange Windungspartie, noch wird er medial durch die Fissura suprasylvia begrenzt, wie bei B. musculus. Ja letztere Fissur ist hier überhaupt nicht, wenigstens nicht deutlich unterscheidbar ausgeprägt, sodass ich sie erst gar nicht bezeichnet habe.

Die Fissura ectosylvia anterior (F. e.) hat ungefähr

die gleiche Lage wie bei Musculus. F. ectosylvia media und posterior, zum mindesten was ich dafür halte (F. e^1, F. e^2), haben nichts mit den Bildungen zu tun, die Guldberg so bezeichnet. Die von diesem Gelehrten zitierten Angaben von Serres und Grasiolet, welche sich auf ein junges Rostrata-Gehirn beziehen, sind mit meinen Befunden noch weniger in Einklang zu bringen. Der Gyrus Sylvii superior ist ein Konvolut verschieden grosser, teils transversal, teils sagittal sich erstreckender, nirgends deutlich gegen die Nachbarschaft abgegrenzter Hirnteile. Er geht lateral und medial derartig in die Nachbarschaft über, dass er als ein besonderes Gebilde füglich kaum zu unterscheiden ist.

Dieses Übergehen, gewissermaßen Verschwimmen der Teile ineinander zeigt sich besonders beim Gyrus suprasylvius (G. sp.). Die Furchen des Rostrata-Gehirns verlaufen im einzelnen so abweichend gegen die bei Bal. musculus, es sind hier Furchen vorhanden, welche bei Musculus fehlen und umgekehrt, dass daraus die wiederholt hervorgehobene grosse Abweichung im äusseren Aussehen der verglichenen Hirnoberflächen resultiert. Was den eben genannten Gyrus anlangt, so sehe ich dafür ein Konvolut von drei stark entwickelten Hirnwindungen an, welche rechts von medial und vorn nach lateral und aussen sich erstrecken. Links ziehen diese Windungen fast rein transversal. Der den Gyrus hinten begrenzende Sulcus ectolateralis (F. ectl.) zeigt dicht am Hirnrande eine Biegung nach vorn und geht in einem nach aussen konvexen Bogen kaudalwärts, um sich dicht vor dem hinteren Grosshirnrande nach innen zu schlagen und nun in Wellenlinien bis an den Rand, der an das Cerebellum anstösst, sich zu erstrecken.

Der Gyrus medialis (G. m.), von der Fissura lateralis (F. l.) medial begrenzt, ist ein schwach ausgebildeter Hirnteil.

Der Lobus anterior (L. a.), der basal rechts und links bei Rostrata ein nahezu völlig übereinstimmendes Aussehen hat, unterscheidet sich von dem gleichen Gebilde bei Musculus durch überaus zahlreiche und tiefe, kreuz und quer verlaufende, im allgemeinen aber kurze Windungen. Der Gyrus uncinatus (G. u.) hat keinerlei Ähnlichkeit mit dem von Musculus. Ob ich die Fissura rhinalis posterior (F. rh. p.) richtig gedeutet, ist mir fraglich.

Die noch ausstehenden Vergleichungen will ich nunmehr nur in aller Kürze geben. Denn immer wieder die Differenzen zwischen Rostrata und Musculus in aller Breite hervorzuheben, scheint mir nach der vorausgegangenen ausführlichen Schilderung nicht nötig.

F. Hl. ist die Medianfissur, welche die Hemisphären trennt. F. o. ist die Fissura olfactoria, die einen ganz anderen Verlauf hat und ganz andere Gestalt besitzt, wie bei Musculus, während die kurze Fissura praesylvia (F. ps.) keine Abweichung zeigt. Die Fissura coronalis (F. c.) ist mit der von Musculus kaum zu homologisieren. Die Vallecula Sylvii (V. S.) findet sich ausgeprägt nur links, während sie rechts nicht erkennbar ist, und ein gleiches ist mit dem Lobus insulae (L. I.) der Fall. Beide letzterwähnten Bildungen zeigen dagegen mit denen von Musculus weitgehende Übereinstimmung. Dies trifft auch für die Fissura rhinalis anterior (F. rh.) zu, welche auf beiden Seiten des Rostrata-Gehirns gleichmässig ausgebildet ist. Der von Guldberg so genannte Sulcus circularis internus (F. ci.) ist hier nur auf der rechten Seite vorhanden, fehlt aber auf der linken. Über Tuber cinereum (T. c.), das in meinem Präparate verletzt war, Pedunculus cerebri (P. c.), Pons Varolii (P. V.), Lamina perforata anterior (L. p. a.), Lamina perforata posterior (L. p. p.) und Pedunculi cerebelli (P. cb.) ist nichts zu bemerken. Evident dagegen ist wiederum die Differenz, welche diejenige Furche (K) zeigt, durch die der Gyrus Sylvii inferior in zwei Teile geteilt wird. Fissura hippocampi (F. h.) und Sulcus basilaris (S. b.) sind bei Rostrata nur schwach ausgeprägt.

In der Fig. 2 (Taf. VII) sind die ersten sechs Hirnnerven mit den Ziffern 1—6 in der Skizze bezeichnet. Vielleicht ist es berechtigt, noch einmal darauf hinzuweisen, dass das Mysticeten-Gehirn einen sehr entwickelten Olfactorius besitzt, während ein solcher bekanntlich bei Phocaena völlig fehlt. Die Nerven 7—12 habe ich nicht bezeichnet. Sie waren bei der Herausnahme des Gehirns zu kurz abgeschnitten worden, sodass sie sich voneinander auf der Ventralfläche der Oblongata nicht scharf unterschieden. Über ihren intramedullaren Verlauf gibt meine Oblongata-Arbeit (dies Archiv, Bd. 73) genügenden Aufschluss.

Eine Seitenansicht des Gehirns sowie einen Medianschnitt konnte ich aus äusseren Gründen nicht abbilden.

Vergleichen wir noch die Dorsalfläche des Rostrata-Gehirns mit seiner Ventralfläche, so zeigt sich uns, dass auf letzterer die Transversalfurchen entschieden mehr ausgeprägt sind als die Sagittalfurchen. Dorsal sind die Querfurchen stets kurz und nur sehr selten tief; ventral sind sie zwar auch nicht tief, aber länger, daher charakteristischer und charakterisierender. Aber auch ventral zeigen die Transversalfurchen einen überaus hohen Grad von Variabilität.

Ist es nicht auffallend, dass ein Organ wie das Gehirn innerhalb einer einzigen Säugetiergattung eine derartige Verschiedenheit in der Ausbildung der äusseren Form zeigt, wie dies bei den Balaenopteriden der Fall ist? Wir wissen seit langem durch die Arbeiten des grossen norwegischen Zoologen Sars, dass das Skelett der Cetaceen keine Konstanz in seinen Einzelheiten besitzt. Ihm reiht sich nun das Gehirn an. Es erheben sich hier Fragen von weittragender allgemein-biologischer Bedeutung. Die Cetaceen, die einzigen Säugetiere, welche zu dauernden Wasserbewohnern geworden sind, bei denen sich die völlige Unmöglichkeit, an Land zu gehen, ausgebildet hat: sie sind in ihrer äusseren Körperform ihrem Fischleben absolut vollkommen angepasst. Alle Abteilungen der Ordnung, von welcher Gruppe der Landtiere die einzelnen sich auch abgezweigt haben mögen, zeigen eine identische äussere Form, nämlich den ausgeprägten Fischkörper. Abweichungen, wie die Existenz oder der Mangel der Rückenfinne, das Vorhandensein oder Fehlen von Bauchfurchen: sie können wohl einen klassifikatorischen Unterschied insofern bedingen, als man durch sie zur Aufstellung von Unterabteilungen genötigt wird, aber sonst sind sie ganz bedeutungslos. Dass ferner die für ein dauerndes Leben im Wasser nötigen Anpassungen der inneren Organe in ausgiebigstem Maße stattgefunden haben, ist bekannt. Ich will heute nur darauf hinweisen, dass ich in meiner Arbeit „Über das Rückenmark von Phocaena communis Cuv.“ etc.[1]) gezeigt habe, dass mit der Ausbildung des gewaltigen Ruderschwanzes eine neue, kaudale, Lumbalanschwellung des Rückenmarkes entstanden ist. Denn

[1]) Rawitz: Das Rückenmark von Phocaena communis Cuv. und das Cervicalmark von Balaenoptera rostrata Fabr. Dies Archiv. Bd. 62.

mit dem Schwinden der hinteren Extremitäten ist, was bereits Rapp erkannt hatte, die Lumbalanschwellung sensu stricto ebenfalls geschwunden (cfr. meine zitierte Arbeit pg. 23). Also: auf der einen Seite eine fast absolute Identität der Körperform, eine völlige Anpassung an das Milieu, und auf der anderen Seite eine schier grenzenlose Variabilität der lebenswichtigsten Teile. Denn es ist sehr wesentlich, dass Skelett und Grosshirn nicht nur innerhalb der Gattung, sondern auch innerhalb der Spezies, wie aus den von Guldberg zitierten Angaben von Serres und Gratiolet folgt, also bei den Individuen, in oft sehr erheblichem Maße variieren. Fast scheint es, ganz allgemein ausgedrückt, als ob gelegentlich mit der Anpassung des Aussehens und der äusseren Körperform an neue Existenzbedingungen eine Variabilität der inneren Teile einsetzt, die längst noch nicht zur Ruhe gekommen ist, wenn die äussere Ausstattung und die Körperform bereits ihr Ziel erreicht haben.

Für gewöhnlich ist eher das Gegenteil der Fall. Skelett, Nervensystem etc. zeigen nicht nur innerhalb der Spezies, sondern auch innerhalb der Gattung identische Ausbildung, während die äussere Form sehr variabel ist. In der Gattung Canis — um nur ein Beispiel anzuführen — ist die Zahl der Skelettteile bei allen Spezies die gleiche, bei den Cetaceen nach den einwandfreien Darlegungen von Sars nicht. Bei den Caniden zeigt die Hirnoberfläche allenthalben eine sehr beträchtliche Monotonie der Ausbildung, bei den Cetaceen ist dies nicht der Fall. Ich kann an dieser Stelle, zumal ich auch kein neues Cetaceenmaterial habe, das sich hier darbietende Problem nicht in seinen Einzelheiten diskutieren. Darauf aber glaube ich hinweisen zu müssen, dass die innere Organisation der Cetaceen, eben weil die Individuen unter sich eine hochgradige Variabilität der lebenswichtigsten Organe zeigen, ein meines Erachtens geradezu klassisches Beispiel für die allmähliche Artentstehung darbietet. Denn erschaffene Formen müssten und würden gerade in den wichtigsten inneren Organen eine vollkommene Übereinstimmung zeigen, während ihr äusseres Aussehen eine relativ grosse Amplitude der Variation besitzen könnte.

Anhang.

Die mikroskopische Untersuchung der Grosshirnrinde hat nur die interessante Tatsache ergeben, dass in der Corona radiata bei Bal. rostrata (und auch bei Phocaena communis) verstreut gewöhnliche multipolare Ganglienzellen vorkommen. Meines Wissens fehlen derartige Zellen bei anderen Säugern in jener Gegend vollständig. Der Aufbau der Hirnrinde aber, d. h.

Fig. a.

Fig. b.

die Gruppierung der Pyramidenzellen und deren wechselnde Grösse in den verschiedenen Lagen weichen in nichts von dem bei anderen Säugern längst Bekannten ab. Eine besondere Beschreibung und Abbildung erschien mir daher überflüssig. Sehr auffallend sind die Pyramidenzellen bei Rostrata durch die ausserordentliche Länge des Spitzenfortsatzes, wie sie, nach meiner Kenntnis, in diesem Maße sonst nicht zu beobachten ist. In Fig. a

habe ich bei etwa 700facher Vergrösserung eine grosse Pyramidenzelle abgebildet (reduziert auf $^3/_4$). Der betreffende Spitzenfortsatz ist nicht der längste, den man sehen kann, sondern vielmehr einer der wenigen, die bei der gewählten Vergrösserung beinahe ganz in ein einziges Gesichtsfeld gehen. Es gibt vielmehr sehr zahlreiche grosse, also der Corona radiata am nächsten liegende Zellen, bei welchen der Spitzenfortsatz bis fast an den Hirnrand zu verfolgen ist. Dass mein Material einen guten Erhaltungszustand besass, zeigt die Fig. b. In ihr ist bei 1000facher Vergrösserung eine grosse Pyramidenzelle wiedergegeben (reduziert auf $^3/_4$), in welcher mittels des polychromen Methylenblau in ganz vortrefflicher Weise die Nisslschen Körperchen gefärbt waren. Es ist von Interesse, dass diese auch eine Strecke weit sich im Spitzenfortsatz fanden, während sie niemals in die basalen Fortsätze übergingen.

Berlin, November 1909.

Untersuchungen über die morphologisch nachweisbaren stofflichen Umsetzungen der quergestreiften Muskelfasern.

Von

Professor Dr. **Emil Holmgren** in Stockholm.

Hierzu Tafel VIII—XIII und 5 Textfiguren.

Die Studien, die ich hiermit vorlege, betreffen die Sarkosomen und die nachweisbaren Beziehungen derselben zu den Säulchen während verschiedener Tätigkeitszustände. Über dasselbe Thema habe ich eigentlich schon früher bei drei Gelegenheiten Mitteilungen geliefert [1], [2], [3]). Seitdem ist indessen meine Erfahrung in den genannten strukturellen Verhältnissen wesentlich reicher geworden; und so ist es jetzt meine Absicht, in der vorliegenden Abhandlung die wichtigsten meiner Ergebnisse zusammenzufassen.

Inhalt.

Historisches 241
Eigene Untersuchungen 247
A. Flügelmuskelfasern der Insekten 250
1. Netzflügler 250
Experimentelles 270
2. Hymenopteren (Bombus) 284
3. Dipteren 296
B. Herzmuskelfasern der Crustaceen 297
C. Herzmuskelfasern der Säugetiere 301
D. Skelettmuskelfasern verschiedener Tiere 306
1. Skelettmuskelfasern der Insekten 307
2. Skelettmuskelfasern der Säugetiere 318
Rückblick 325
Erklärung der Mikrophotographien 332

[1]) Über die Trophospongien der quergestreiften Muskelfasern etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 71, 1907.

[2]) Über die Sarkoplasmakörner quergestreifter Muskelfasern. Anat. Anz., Bd. 31, Nr. 23/24, 1907.

[3]) Studien über die stofflichen Veränderungen der quergestreiften Muskelfasern. Skandinav. Arch. f. Physiol., Bd. 21, 1908.

Historisches.

Die Kenntnis von dem Vorkommen granulärer Körperchen in den quergestreiften Muskelfasern geht weit zurück. Schon im Jahre 1841 hebt nämlich Henle[1]) hervor, dass man Körnchen innerhalb der genannten Fasern beobachten kann, die auf verschiedene chemische Mittel in spezieller Weise reagieren können. „Diese Körner," sagt Henle u. a., „die auch an deutlich faserigen Muskeln oft zwischen und um die Fasern liegen, sind kein Produkt optischer Täuschung. Die Fäden können durch Essigsäure aufgelöst werden, die Pünktchen aber zerstreuen sich und bleiben ungelöst." Ein Dezennium später wird Henles Angabe von Muskelkörnern, die gegen Essigsäure und auch Alkalien resistent sind, von Kölliker[2]) und Aubert[3]) bestätigt. Einige Jahre danach beschäftigt sich Kölliker[4]) wiederum mit der Frage der Muskelkörner, wobei er sich über die supponierte Genese und physiologische Bedeutung dieser Gebilde äussert. Er meint, dass die Körner durch Zerfall der Fibrillen entstehen könnten, auch dass sie möglicherweise in Entwicklung stehende Fibrillen wären. Die hin und wieder nachweisbaren Fettkörner sollen durch Metamorphose der oben erwähnten Körner entstehen. Im Jahre 1867 konnte ferner Kölliker[5]) den wichtigen Befund mitteilen, dass die Körner bei den Flügelmuskelfasern von Musca in der Tat Bläschen sind, die in Wasser aufquellen. — Bisher hatte man in bezug auf die Anordnung der Muskelkörner zueinander und zu den Säulchen nur bemerkt, dass sie entweder regellos oder auch in Längsreihen zwischen den Säulchen angeordnet auftreten. Im Jahre 1873 wird aber durch die Arbeiten von Krause[6]) bekannt, dass solche Körner regelmässig angeordnet sein können, indem die von Engelmann etwas früher beschriebenen Nebenscheiben der Säulchen nach Krause eigentlich interstitielle Körnchen darstellen und also den isotropen Streifen der Säulchen gegenüber liegen sollen. Krause schreibt von diesen Körnchen u. a.: „Was die sogenannten Nebenscheiben anlangt, welche die als Querlinie sichtbare Grundmembran auf ihren beiden Flächen bedecken, so ist die Existenz der Körperchen, aus welchen jene bestehen, schon längst bekannt gewesen. Es handelt sich um Körnchen der interstitiellen Flüssigkeit, die vorzugsweise in den isotropen Querbändern enthalten oder doch hier am leichtesten sichtbar sind." — „Sie sind am häufigsten bei Arthropoden, und wenn sie sich ansammeln . . ., so bilden sie teils eine gleichmässige Schicht und imponieren dann für eine Endscheibe, teils füllen sie in beträchtlicher Zahl die dadurch dunkel und

[1]) Allgemeine Anatomie. Leipzig 1841.

[2]) Mikroskopische Anatomie. Leipzig 1850.

[3]) Über die eigentümliche Struktur der Thoraxmuskeln der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 4, 1853.

[4]) Einige Bemerkungen über die Endigungen der Hautnerven und den Bau der Muskeln. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 8. 1857.

[5]) Handbuch der Gewebelehre. 1867.

[6]) Die Kontraktion der Muskelfaser. Arch. f. die gesamte Physiol. Bd. 17, 1873.

körnig erscheinenden isotropen Querbänder." — „Sie sind gegen Säuren und Alkalien resistent und schwärzen sich durch Osmiumsäure. Nach allem sind sie als Zersetzungsprodukte des Muskelstoffwechsels zu betrachten, deren Anhäufung zu regelmässigen Reihen resp. Scheiben ihre Erklärung in dem regelmässigen Bau der Muskelfaser selbst findet" . . . Im Jahre 1881 wird die Kenntnis von der feineren Zusammensetzung der Muskelfasern durch Retzius[1]) weiter gefördert. Er hatte die von Biedermann (1876) für Muskelstudien eingeführte Goldchloridbehandlung aufgenommen und konnte die durch dieselbe erzielten Ergebnisse durch andere Methoden, wie Müllers Lösung, Alkohol, Ameisensäure und Osmiumsäure, bestätigen. Er hatte quere Körnerreihen oder quere Fadennetze beobachtet, die in regelmässiger Anordnung orientiert waren, und zwar konnte er drei Arten solcher Netze, je nach ihrer Lage, unterscheiden. Die Netze erster und zweiter Ordnung sollen der Zwischen- und der Mittelscheibe der Säulchen entsprechen; und zwischen denselben kann auch ein Netz dritter Ordnung auftreten. „Diese Fadennetze, sagt Retzius, deren einzelne Fäden bei der Längenansicht im optischen Durchschnitte als Körner erscheinen, liegen gerade in den sogenannten schmalen hellen Bändern. Am Querschnitte der Muskelfasern treten diese Fadennetze in voller Pracht hervor. . . ." In betreff der Bedeutung dieser Querfadennetze hegte Retzius die Meinung, dass sie „im Dienste des Erregungs-Prozesses stehen, indem sie von den Nerven aus den Reiz innerhalb der Muskelfaser fortpflanzen". Im Jahre 1888 legt Kölliker[2]) bei der Würzburger Phys. med. Gesellschaft seine Ansichten vor in betreff des feineren Baues der Muskelfasern, und er hebt dabei u. a. hervor, dass die interkolumnäre Substanz mit den Körnern, also das Sarkoplasma von Rollet, geschlossene Fächer bildet, worin die Säulchen eingebettet liegen, nicht aber Fadennetze. Bei den Flügelmuskeln der Insekten sind die Körner mit flügelförmigen Anhängen versehen, durch welche sie miteinander zusammenhängen. Diese Körner lassen sich sehr leicht isolieren, verlieren ihre typische Form und wandeln sich in rundliche Granula um. Chemisch sind die Körner sehr schwer löslich. Magensaft, Pepsin, Alkohol, Äther, Säuren, Alkalien greifen dieselben kaum an, ausser dass die letzten Substanzen, wie schon Wasser, sie zum Quellen bringen und als Bläschen erscheinen lassen. In betreff der physiologischen Bedeutung der Körner sprach Kölliker die Vermutung aus, dass sie den Sitz der regen chemischen Tätigkeit bei der Muskelarbeit eigentlich darstellen sollen. In demselben Jahre (1888) legt Kölliker[3]) noch einmal seine Ergebnisse über die quergestreiften Muskelfasern vor. Sie sind teils dieselben wie bei der vorigen Gelegenheit, teils fügt er noch hinzu, dass die Körner der Flügelmuskelfasern der Insekten an ganz frischen Muskeln entweder mit flügelförmigen Anhängen versehen sein können, oder auch von runder Gestalt,

[1]) Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfaser. Biol. Untersuch., 1881.

[2]) Über den Bau der quergestreiften Muskelfasern. Sitzungsber. d. Würzb. Phys. med. Gesellsch., 1888.

[3]) Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 47, 1888.

wobei sie das ganze Gesichtsfeld einnehmen und die Säulchen mehr oder weniger decken. Eine sehr wichtige Mitteilung über dieselben Körner wird noch geliefert. Kölliker sagt nämlich: „Die Körner quellen in Wasser ungemein und wandeln sich in Bläschen um mit deutlicher aber zarter Membran. Hierbei kommt der Inhalt meist in Form eines Halbmondes an eine Seite zu liegen und erleidet offenbar eine teilweise Lösung, ja in einzelnen Fällen schien derselbe ganz zu schwinden." Ausser diesen typischen Granula finden sich übrigens in den Flügelmuskelfasern der Insekten auch echte Fettkörnchen. „Gewöhnlich ist die Menge dieser Gebilde gering; doch kommen auch Fälle vor, und zwar wie mir schien vor allem bei lange im Zimmer gehaltenen Tieren (Dytiscus), in denen die Fettkörnchen in ungemeiner Anzahl sich finden und die typischen Granula spärlich oder geschwunden sind." Gleichzeitig (1888) hatte auch Ramon y Cajal[1]) Untersuchungen über das Sarkoplasma der quergestreiften Muskelfasern veröffentlicht. Er war zu der Ansicht gelangt, dass die Körner (die er „prismes réfringents" nennt) am frischen Materiale in transversaler Richtung miteinander verbunden sind durch „des lamelles anastomotiques, dont la coupe perpendiculaire présente la form de réseau" (mit den Köllikerschen „flügelförmigen Anhängen" der Körner deutlicherweise identisch). Durch Reagenswirkung sollen aber nach Cajal die Körner in Granulationen zersprengt werden. Cajal lehnt also die Vorstellung von einer eventuell vital runden Form der Körner ab. Die oben referierten Darstellungen der Körnerbildungen quergestreifter Muskelfasern von Kölliker und Cajal beziehen sich auf die sarkoplasmareichen Muskelfasern, resp. Flügelmuskelfasern der Insekten. Die von Krause erwähnten, oben referierten Querkörnerreihen in der Höhe der isotropen Streifen dagegen gehören sarkoplasmaarmen Muskelfasern an (Beinmuskeln der Insekten). Durch die Untersuchungen von Rollet[2]) (1885), Cajal[3]) (1888), Retzius[4]) (1890) und Schäfer[5]) (1891) wurden bei den Skelettmuskelfasern Querkörnerreihen zu beiden Seiten der Grundmembranen beschrieben, die zweifellos mit den Krauseschen Körnerreihen identisch sein müssen. Retzius behauptet auch in ebenso bestimmter Weise als seinerzeit Krause, dass diese Querkörnerreihen die Engelmannschen Nebenscheiben vortäuschen sollen. Gegenwärtig scheinen aber manche geneigt zu sein, mit Rollet wahre Nebenscheiben der Säulchen und die genannten Körnerreihen, die Retzius „Sarkosomen" und Heidenhain „Körner von N." nennt, auseinander zu halten. Indessen meint Retzius mit „Sarkosomen" nicht nur diese regelmässig angeordneten Körnerbildungen, sondern auch die körnigen Einschlüsse, die um die Kerne der Muskelfaser und an der Innenfläche des Sarkolemma angehäuft sind, wie auch alle Körner-

[1]) Observations sur la texture des fibres musculaires des pattes et des ailes des insectes. Internat. Monatschr., Bd. 5, 1888.

[2]) Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern. Wiener Denkschr. Math.-nat. Kl., Bd. 49 u. 51.

[3]) l. c.

[4]) Muskelfibrille und Sarkoplasma. Biol. Untersuch. N. F. I.

[5]) On the structure of cross-striated Muscle. Internat. Monatschr., Bd. 8.

bildungen der Flügelmuskelfasern der Insekten. „An allen diesen Stellen", sagt Retzius, „sind sie mittelst feiner protoplasmatischer Fäden vereinigt und wahrscheinlich auch in dieser Weise in ihrer Lage gehalten. Ihre Anordnung und Anzahl wechselt bei den verschiedenen Tieren sehr. Während sie in den Extremität- und Kopfmuskelfasern der Käfer an beiden Seiten der Zwischenscheibe, zwischen den hellen isotropen Bändern (= die sog. „Nebenscheiben") in regelmässiger Gruppierung geordnet sind, finden sie sich in den Flügelmuskeln so massenhaft, dass sie gleichsam eine dieselben überall umhüllende Substanz bilden. Bei den Wirbeltieren liegen sie, wie Kölliker schon längst beschrieben hat, meistenteils in Längsreihen von verschiedener Ausdehnung zwischen den Muskelsäulchen in wechselnder Grösse und bald reichlicher, bald spärlicher Menge. Sie scheinen auch hier eine gewisse Beziehung zu den Zwischenscheiben zu haben." In betreff der physiologischen Bedeutung der Sarkosomen schliesst sich Retzius der oben referierten, von Kölliker ausgesprochenen Vermutung an.

Es wird allgemein angenommen, dass die Retziusschen Querfadennetze erster Ordnung mit den Krauseschen doppelten Körnerreihen („Sarkosomen" von Retzius) homolog sein sollen. Heidenhain spricht sich bei seiner kritischen Übersicht der Entwicklung unsrer Kenntnis über die quergestreiften Muskelfasern[1]) so aus: „die Retziusschen Feststellungen bedürften noch einer wesentlichen Korrektur" . . . „aus den Arbeiten von Rollet, Schäfer und Ramon geht nun unmittelbar hervor, dass die Querfadennetze erster Ordnung ab origine doppelt sind und zu beiden Seiten der Grundmembran, dieser dicht benachbart, liegen. Man erhält mithin in der Längsansicht der Faser in ganz gewöhnlichen Fällen zwei Querkörnerreihen zu beiden Seiten von Z." Meines Erachtens ist wohl aber eine solche Zusammenstellung nicht ohne weiteres zulässig; denn teils hat Retzius diese Netze nicht doppelt, sondern einfach gesehen und abgebildet, während die doppelten Querkörnerreihen so deutlich erkennbar sind, dass man dieselben nicht leicht übersehen kann; teils konnte er die als Körner hervortretenden Bestandteile der Netze als optische oder wahre Querschnitte fadenartiger Strukturen nachweisen, teils endlich, und zwar an derselben Muskelfaser, konnte er ähnliche Fadennetze in der Höhe der Mittelscheibe beobachten, wo tatsächlich keine wahre Körner zu finden sind. Man muss sich daher die Frage vorlegen: was stellen die Querfadennetze von Retzius eigentlich dar? Ja, diese Frage ist gewiss nicht ohne weiteres so leicht zu beantworten. nicht am wenigsten aus dem Grund, dass Retzius selbst vermieden hat, ein bestimmtes Urteil in seiner Abhandlung von 1890 darüber abzugeben. Wohl hebt Retzius in derselben hervor, dass die „Sarkosomen" durch Fäden überall miteinander direkt verbunden sein sollen, was dem Leser nahe legen könnte, dass er in der Tat an eine Identität gedacht hätte. Man kann sich doch in dieser Richtung keine sichere Vorstellung machen, und ich muss Heidenhain beistimmen, wenn er sagt: „merkwürdig ist nur, dass Retzius hier nicht mehr ausdrücklich von den Querfadennetzen spricht". Ich möchte

[1]) Struktur der kontraktilen Materie. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 8. 1898.

nun nichtsdestoweniger annehmen, dass die Querfadennetze unter gewissen Bedingungen in einer oder anderen Form vital vorhanden sein mögen, da sie durch spezielle Methoden — sei es auch, dass diese Methoden, wie Goldchlorid und Ameisensäure, für die treue Konservierung vitaler Strukturen recht verdächtig sind — sehr elektiv herstellbar sind.

In der letzten Zeit sind durch Arbeiten von Cajal[1]) Veratti[2]) und mir[3]) fädige Querstrukturen der Muskelfasern bekannt geworden, nämlich die durch die Golgische Chromsilbermethode leicht herstellbaren Trophospongien; und es könnte vielleicht nahe liegen, diese Querfadennetze mit den Retziusschen zu vergleichen. Ich habe indessen schon früher nachgewiesen, dass ein solcher Vergleich nicht zulässig sein kann; denn weder die Retziusschen Querfadennetze erster Ordnung (in Retzius Original-Beschreibung dieser Netze), noch die der zweiten Ordnung lassen sich in ihrer Orientierung mit den Trophospongialnetzen zusammen ordnen. Wie ich aus persönlicher Erfahrung weiss, ist auch Retzius selbst unsicher, ob eine solche Zusammenstellung motiviert sein könnte oder nicht. Der einzige Autor der diese Querfadennetze mit den Trophospongien ohne weiteres vergleichen will, scheint Arnold[4]) zu sein. Die Netzbildungen, die dieser Forscher indessen durch Glykogenmethoden zur Ansicht gebracht hat, haben absolut sicher nichts mit den Trophospongien zu tun, sondern entsprechen gewissen Stadien der Stoffwechselvorgänge der Körnerbildungen (s. weiter unten). Die Frage nach der wahren Natur der Retziusschen Querfadennetze muss wohl bis auf weiteres unentschieden bleiben. Meines Erachtens sind doch die fraglichen Retziusschen Querfadennetze mit den Quermembranen (Grundmembranen, Mittelmembranen und Cajalschen Membranen) am nächsten verwandt. Wie ich weiter unten zeigen werde, sind nämlich diese Membranen als Wege stofflicher Transporte anzusehen; und es lässt sich vermuten, dass sie im tätigen Zustande sich elektiv durch die von Retzius verwandte Methode färben lassen. Das Bild der Grundmembranen im Kontraktionszustande z. B. scheint mir mit den Fadennetzen erster Ordnung durchaus zusammenzufallen. Ich bitte den Leser, meine Mikrophotographien 44, 45 und 53 (Taf. XII) mit den bezüglichen Retziusschen Abbildungen vom Jahre 1881 zu vergleichen. Für meine vorliegenden Untersuchungen sind indessen die fraglichen Retziusschen Befunde von geringem Belang, weil sie, wie ich hervorgehoben habe, mit anderen wohlbekannten Strukturen wahrscheinlich vergleichbar sein dürfen.

Seit der erwähnten Retziusschen Abhandlung vom Jahre 1890 ist viel über den feineren Bau der quergestreiften Muskelfasern geschrieben

[1]) Coloration par la méthode de Golgi des terminaisons des trachées et des nerfs dans les muscles des ailes des insectes. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk., Bd. 7, 1890.

[2]) Ricerche sulla fina struttura della fibre muscolare striata. Mem. del. R. Istituto Lomb. di Scienza e lettere, Vol. 19, fasc. 6, 1902.

[3]) l. c. Arch. f. mikr. Anat. 1907.

[4]) Zur Morphologie des Muskelglykogens und zur Struktur der quergestreiften Muskelfaser. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 73, 1909.

worden. Fast sämtliche Arbeiten berühren jedoch hauptsächlich die Säulchen, während die körnigen Bestandteile unberücksichtigt geblieben sind. Man darf wohl deshalb annehmen, dass die Auffassung über die körnigen Einschlüsse der Muskelfasern, die in den oben zitierten Arbeiten von Kölliker und von Retzius vorgeführt worden ist, später bis in die letzte Zeit als die landläufige Meinung fortgelebt hat. In betreff der feineren Zusammensetzung und der chemischen Konstitution der Sarkosomen sind indessen einige Arbeiten in der letzten Zeit und zwar gleichzeitig oder nach der Veröffentlichung meiner eigenen Untersuchungen erschienen. So hat Arnold[1]) Studien über die Skelett- und Herzmuskelfasern vermittels verschiedener Glykogenreaktionen ausgeführt. Von grossem Belang ist seine Beobachtung, dass während Glykogen an den Sarkosomen nachgewiesen werden kann, dieselbe Substanz an den Muskelsäulchen ganz vermisst wird. Die von Arnold eingeschlagene Studienrichtung eignet sich auf der anderen Seite aber nicht für die Frage nach den gegenseitigen stofflichen Beziehungen der Sarkosomen und der Säulchen. Übrigens ist es offenbar, dass wenigstens bei den Skelettmuskelfasern die Körnchenbildungen, bei denen Arnold Glykogen nachgewiesen hat, identisch sind mit den Sarkosomen und damit auch mit den Körnchenstrukturen, die der Gegenstand meiner eigenen Untersuchungen gewesen sind. Arnold hat dargelegt, dass je nach dem Gehalt an Glykogen die Sarkosomen als diskrete Granula erscheinen oder netzförmige Figuren bilden, welche helle, ungefärbte Felder Q einschliessen. Es ist mir auffallend, dass diese Netzwerke, die Arnold übrigens irrig als Trophospongien hat bezeichnen wollen, zu den von mir aufgefundenen, für gewisse funktionelle Stadien typischen Transformationen der Sarkosomen in allernächster Beziehung stehen. Weiter ist Arnold zu der Überzeugung gelangt, dass eine morphologisch nachweisbare substanzielle Beziehung der von ihm studierten Strukturen zu Gewebselementen ausserhalb der Muskelfasern, beziehungsweise zu den umgebenden Blut- und Lymphgefässen, sich nicht nachweisen lässt. Wie ich weiter unten zeigen werde, ist indessen diese Auffassung unrichtig — wenigstens in betreff gewisser Skelettmuskelfasern höherer Tiere. Solche Beziehungen sind nämlich in der allerletzten Zeit von meinem Schüler, Ivar Thulin[2]), in deutlicher Weise aufgefunden worden und ich werde selbst in der vorliegenden Abhandlung ähnliche Verhältnisse demonstrieren. — Endlich ist eine vorläufige Mitteilung über die Sarkosomen der Flügelmuskelfasern der Insekten von Knoche[3]) erschienen, worin die Eiweissnatur und auch eine doppelte Zusammensetzung dieser Körner nachgewiesen wird. Von den beiden Hauptbestandteilen der Körner, aus denen sie zusammengesetzt scheinen, ist der eine (die Kugel) stärker quellbar, und der andere, welcher dem ersteren aufgelagert ist, ist undurchsichtig und färbbar.

[1]) l. c. und andere Arbeiten.

[2]) Morphologische Studien über die Frage nach der Ernährung der Muskelfasern. Skandinav. Arch. f. Physiologie, Bd. 22, 1909.

[3]) Über die Struktur der sogen. „interstitiellen Körner" (Kölliker) der Flügelmuskelfasern der Insekten. Anat. Anz., Bd. 34, Nr. 7/8, 1909.

In der allerletzten Zeit habe ich endlich eine Untersuchung von Regaud und Favre[1]) gefunden, worin über den Befund interstitieller Körner an den Zungenmuskelfasern des Kaninchens berichtet wird. Diese Körner haben entweder die Form von runden Granulis oder von Fäden, die immer voneinander geschieden sein sollen. Betreffs der physiologischen Bedeutung der Körner sagen die Verfasser: „Nous croyons que les mitochondries (die Körner) des fibres musculaires ont un rôle trophique, qu'elles sont les supports des matériaux nourricières nécessaires à la vie du muscle". Die Verfasser sind auch, obwohl fälschlich, der Ansicht, dass die stäbchenförmig umgestalteten Körner Teilen der Trophospongien entsprechen mögen. Wer die durch die Golgische Chromsilbermethode hergestellten Trophospongien und die fraglichen durch andere Methoden zur Ansicht gebrachten stäbchen- oder fädchenförmig umgestalteten Körner mit eigenen Augen gesehen hat, kann sicher kein ähnliches irriges Urteil aussprechen.

Infolge meiner eigenen Untersuchungen wurden aber in den Jahren 1907[2]) und 1908[3]) neue Kenntnisse und Gesichtspunkte in betreff der Morphologie und der physiologischen Bedeutung der Körnerbildungen mitgeteilt. Da indessen diese Arbeiten eigentlich nur Vorläufer der vorliegenden Abhandlung sind, finde ich es nicht notwendig, ihren Inhalt einleitungsweise zu besprechen.

Zuletzt möchte ich noch hinzufügen, dass im folgenden Texte einige früher publizierte Untersuchungen zitiert werden, deren Erwähnung aus der obenstehenden historischen Darstellung ausgeschaltet worden ist.

Eigene Untersuchungen.

Was zuerst die technischen Methoden anlangt, die mich zu den unten dargelegten Resultaten geführt haben, so hatte ich schon im vorigen Jahre Gelegenheit, hervorzuheben, dass Chromosmium-Gemische für ähnliche Studien unentbehrlich sind. Besonders das Johnsonsche Gemisch (70 T. 2,5% Kaliumbichromat, 10 T. 2% Überosmiumsäure, 15 T. 1% Platinchlorid, 5 T. Eisessig oder Ameisensäure) mit nachfolgender Färbung durch Eisenalaunhämatoxylin war sehr zu empfehlen. Desgleichen hatte ich gefunden, dass man für die Muskelfasern der Insekten und der Wirbeltiere mit ebenso gutem Erfolg das starke Flemmingsche Gemisch nach Bendas Vorschrift benutzen kann (1% Chromsäure 15 ccm, 2% Osmiumsäure 4 ccm, Eisessig 3 Tropfen; mit folgender Nachbehandlung: einstündige Wässerung, Acet. pyrolignos. rectificat. + 1% Chromsäure āā

[1]) Granulations interstitielles et mitochondries des fibres musculaires striées. Compt. rend. de l'Acad. d. Sciences, Nr. 10 (8 mars 1909).

[2]) l. c. Anat. Anz.

[3]) l. c. Skandinav. Arch. f. Physiol.

partes auf 24 Stunden, 2% Kaliumbichromat auf 24 Stunden mit nachfolgender 24stündiger Wässerung, Entwässerung u. s. f.). Bei den genannten Fixationsmitteln ist jedoch als sehr wichtig zu bemerken, dass die Fixierungsdauer auf sieben bis acht Tage ausgedehnt werden muss. Wenn man Muskelfasern der Insekten während sieben bis acht Tagen mit der Golgischen Vorfixierung (4 T. 4% Kaliumbichromat + 1 T. 1% Osmiumsäure) behandelt, so kann man auch vorzügliche Resultate gewinnen. Von ebenso grosser Bedeutung wie die Ausdehnung der Fixierung auf sieben bis acht Tage ist indessen, dass die zur Behandlung kommenden Gewebsstücke so klein und dünn als möglich sind und dass man für eine möglichst vollständige Dränage derselben während der Fixierung sorgt. Bei den Insekten erreicht man diesen Zweck am besten durch Injektion der Fixierungsflüssigkeit vermittelst einer Einstichkanüle in den Körperteil, in dem die zur Untersuchung kommenden Muskeln sich befinden, und durch nachherige Zerklüftung und Aufhängung desselben Teiles in einem Gazebeutel. Bei den Wirbeltieren habe ich für ähnliche Zwecke unter den Skelettmuskeln vor allem das Zwerchfell und von den Herzen oft die zerklüfteten Musculi papillares ausgewählt. Diese Muskeln wurden leicht ausgespannt und in solchem Zustande in der Fixierungsflüssigkeit aufgehängt. Als Vorbehandlung hatte ich die genannte Flüssigkeit durch die Aorta injiziert. Bei den Studien der Muskelfasern bin ich aber immer mehr von der Eisenalaunhämatoxylinfärbung abgekommen und benutze anstatt derselben die Bendasche Mitochondrienfärbung (vor allem nach Fixierung durch die Bendasche Methode, aber auch nach Behandlung durch Golgis Vorfixierung oder Johnsons Gemisch). Sicherlich hätte ich ohne diese Färbung nicht zu meinen hier vorgelegten Ergebnissen gelangen können. Die Bendasche Methode hat sicher einen neuen Weg für das Studium der Muskelfasern in Ruhe und Tätigkeit geöffnet. Für die Herstellung brauchbarer Mikrophotogramme sind auch die nach Bendas Methode gefärbten Präparate viel besser geeignet als die durch Eisenalaunhämatoxylin gefärbten. 2 μ dicke und durch Natriumalizarin-Krystallviolett gefärbte Muskelschnitte lassen sich ohne Ausnahme recht leicht und in zufriedener Weise mikrophotographieren. In der vorliegenden Abhandlung habe ich versucht, fast nur Mikrophotogramme als Abbildungen zu benutzen. Es scheint mir auch

angenommen werden zu können, dass in der Zukunft solche Abbildungen allgemein benutzt werden sollen. Auch die genaueste Zeichnung wird immer schematisch neben der entsprechenden Mikrophotographie und muss auch immer mehr oder weniger Subjektives an sich haben. Die Mikrophotographie dagegen gibt das Bild genau wieder und lässt auch einen zuverlässigen Einblick in die histologische Technik des Autors gewinnen. Meiner Erfahrung nach ist aber das Mikrophotographieren für den Forscher selbst nicht nur von Bedeutung als ein Mittel, sichere Belege für seine Darstellungen dem Leser vorzulegen, sondern auch als ein Forschungsmittel. Viele und mitunter sehr wichtige strukturelle Verhältnisse habe ich zuerst an der Mikrophotographie gefunden, weil meine Aufmerksamkeit bei dem Mikroskopieren von gewissen anderen Details gefesselt war. Man kann auch die verschiedenen Photogramme nebeneinander legen und ruhig vergleichen.

Ich habe schon vorher in zwei Abhandlungen [1]) auf das Material hingewiesen, das sich für das Feststellen der verschiedenen substanziellen Veränderungen der quergestreiften Muskelfasern als einzig dastehend erwiesen hat, nämlich die Flügelmuskelfasern der Libelluliden. Bekanntlich hat man bisher fast immer bei der Untersuchung der feinsten strukturellen Verhältnisse der quergestreiften Muskelfasern als Ausgangspunkt die Fasern der Insekten und vorwiegend der Coleopteren benutzt. Unter den Insekten sind aber meiner Erfahrung nach die genannten Flügelmuskeln von bedeutend grösserem Werte, weil die verschiedenen Phasen der morphologischen Veränderungen, die sich übrigens als verschiedene physiologische Stadien entsprechend kundgeben, so unvergleichlich distinkt zu unterscheiden sind. Dazu kommt, dass während die Coleopteren sich nur vergleichsweise schwierig für Experimente eignen, die Netzflügler in dieser Hinsicht ein sehr geeignetes Objekt darstellen. Ihre Flügel werden im Vergleich mit denjenigen der meisten Dipteren und Hymenopteren langsam bewegt. Nach Marey können sich nämlich z. B. bei den Zweiflüglern die Flügel über zehnmal schneller bewegen als bei den Netzflüglern (Musca 330 Schläge pro Sekunde, Libellula 29 pro Sekunde). Man konnte also schon a priori erwarten, dass die verschiedenen Phasen der stofflichen Umsetzungen bei den

[1]) l. c.

Netzflüglern sich voneinander viel distinkter unterscheiden müssen, als bei den Dipteren und Hymenopteren, wo sie viel rascher ineinander übergehen müssen. Das ist auch in der Tat der Fall. In dem Verhalten der Flügel hat man weiter gleichsam einen Indikator der verschiedenen funktionellen Stadien der zugehörigen Muskelfasern; und da die Netzflügler vergleichsweise grosse Tiere sind, mit denen man leicht manipulieren kann, so geht aus allem hervor, dass die Libelluliden für den vorliegenden Studienzweck von Bedeutung sein müssen. Meiner Erfahrung nach sind aber die Flügelmuskelfasern der Netzflügler auch in der Hinsicht von besonderem Wert, dass sie zu der phylogenetisch und ontogenetisch ursprünglicheren Insektenkategorie gehören, wo man an den Flügelmuskelfasern ein kernführendes Endoplasma und ein kontraktiles Exoplasma auseinander halten kann, was — wie wir unten erfahren werden — für die Beurteilung der mikroskopischen Bilder von grossem Belang ist.

Seitdem ich bei den Flügelmuskelfasern der Netzflügler die verschiedenen morphologischen Phasen durch genaues Studium habe feststellen können und durch Experimente die denselben entsprechenden physiologischen Stadien kennen gelernt habe, hat es mir nur vergleichsweise geringe Mühe gekostet, bei anderen Tieren und auch bei anderen Arten quergestreifter Muskelfasern prinzipiell identische Bilder und Zyklen stofflicher Umsetzungen nachzuweisen. Ich beginne deshalb auch mit der Beschreibung meiner Befunde von den Flügelmuskelfasern der Libelluliden.

A. Flügelmuskelfasern der Insekten.

1. Netzflügler.

Von diesen Tieren habe ich verschiedene Gattungen, wie Aeschnia, Libellula, Cordulea, Sympetum, Myrmeleon benutzt; und da meine Studien nicht nur rein morphologisch, sondern auch experimentell-morphologisch gewesen sind, so habe ich über 100 Tiere untersucht. Für die vorliegende Darstellung wähle ich Libellula.

Die Flügelmuskelfasern der Netzflügler zeigen bezüglich ihres allgemeinen Baues eine zentrale, an Körnchen mehr oder weniger reiche Endoplasmasäule, die langgestreckte Kerne einschliesst, und ein kortikales Exoplasma, das die kontraktilen

Teile, die Säulchen, und besondere Körnerbildungen enthält. An der Mikrophotographie 1 (Taf. VIII), die Querschnitte der fraglichen Muskelfasern wiedergibt, kann man sich über diese allgemeine Anordnung der verschiedenen Bestandteile der Fasern orientieren (bei 1 Endoplasma, bei 3 besondere Exoplasmakörner, bei 2 die Säulchen, welche die Form von Blättern haben, die

Fig. 1 (Mikrophotogr.).
Flügelmuskel von Libellula. Übersichtsbild.

radial angeordnet sind). Die Textmikrophotographie 1 gibt bei schwacher Vergrösserung ein Querschnittsbild der Flügelmuskeln wieder. Man kann an derselben die Art der Zusammenordnung der einzelnen Muskelfasern zu Muskeln erkennen. Die Muskelfasern (1) sind in Faszikeln (2) gruppiert, die ihrerseits sich zu

den Muskeln vereinigen. In der Mitte der letzteren verläuft typisch ein grosser Tracheenzweig (3) in Längsrichtung. Aus demselben gehen in transversaler Richtung feinere Tracheenzweige hervor, die zwischen den genannten Faszikeln verlaufen und unterdessen feine Zweige abgeben, die in die Faszikeln hineindringen, wo sie durch ihre Endaufsplitterungen die einzelnen Muskelfasern transversal oder spiralig umspinnen. Durch die Golgische Methode kann man, wie durch die Arbeiten von Cajal[1]) und mir[2]) gezeigt worden ist, die trachealen Endaufsplitterungen sehr leicht zur Ansicht bringen. Sie verhalten sich bei den fraglichen Muskelfasern, wie ich es für die Skelettmuskelfasern der Insekten nachgewiesen habe, und zwar liegen die die Fasern zunächst umspinnenden Tracheen im Sarkolemma eingebettet. Aus diesem letzteren, das dem Tracheensystem zunächst angehört, dringen die durchaus protoplasmatischen Tracheenfäden in das Exoplasma der Fasern hinein. Diese Fäden, die Trophospongien, stellen geschlossene Netze dar, die die Säulchen umschliessen. Sie treten als Horizontalnetze oder Querfadennetze jederseits der Grundmembranen auf und zwar sind sie in der Höhe der Enden der Querscheiben zu suchen (Textfig. 2). Wie die Textmikrophotographie 1 zeigt, sind die Faszikeln von Muskelfasern um den genannten zentralen grossen Tracheenzweig herum angeordnet.

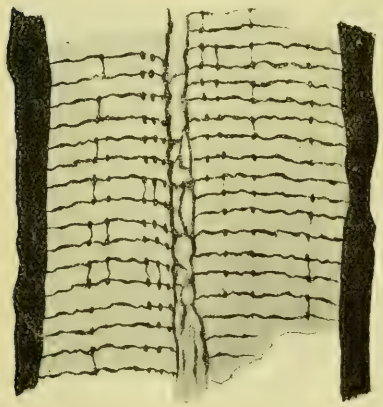


Fig. 2.

Man kann vier verschiedene morphologische Phasen an den Muskelfasern unterscheiden. Sie sind in ihrer vollen Entwicklung voneinander sehr distinkt geschieden und zwar in betreff des Aussehens der Endoplasmasäule, der Säulchen und der besonderen Körnerbildungen des kontraktilen Exoplasmas. Die Veränderungen der Säulchen verlaufen in typischer Weise parallel mit Verände-

[1]) l. c.
[2]) l. c.

rungen an den Exoplasmakörnern und den Endoplasmaeinschlüssen. Wie aus der historischen Darstellung zu entnehmen ist, hat Retzius die Körner, die in topographischer Beziehung zu den Säulchen auftreten, mit den Körnerbildungen identifiziert, die die Kerne umgeben und dicht unter dem Sarkolemma angehäuft sein können. Es ist indessen von grundlegender Bedeutung, dass ich habe nachweisen können, dass ein solches Gleichstellen sämtlicher Körnerbildungen der Muskelfasern nicht richtig sein kann, sondern dass man anstatt dessen wenigstens zwei verschiedene Kategorien auseinander zu halten hat, nämlich die spezifischen Exoplasmakörner, die in intimer Beziehung zu den Säulchen stehen, von vergleichsweise mehr permanenter Natur sind und periodisch wechselnde stoffliche Umsetzungen aufweisen, und die Endoplasmakörner um die Kerne, bezw. unter dem Sarkolemma angehäuft, die von mehr akzidenteller Natur sein müssen und hauptsächlich aufgespeicherte Stoffe repräsentieren. Man kann also nicht sämtliche Körnerbildungen der Muskelfasern unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt und damit auch nicht unter eine gemeinsame Bezeichnung, „Sarkosomen", subsumieren.

Die angedeuteten vier verschiedenen morphologischen Phasen bezeichne ich, wie in meiner zunächst vorhergehenden Abhandlung, einleitungsweise nur mit Ziffern.

Stadium 1. Bei dem Querschnitte durch die Muskelfasern dieser Phase (Mikrophotogr. 1, Taf. VIII) treten die Säulchen (2) als homogene blattförmige Gebilde vor. Sie sind vergleichsweise sehr dünn und färben sich bei Tinktion durch Heidenhains Eisenalaunhämatoxylin - Thiazinrot - R nicht blau, sondern rötlich, bei Färbung durch Benda s Sulfalizarin-Krystallviolett schwach gelbrötlich. Zwischen den Säulchen treten als für das Bild sehr charakteristisch rundliche oder mehr langgestreckte vergleichsweise grosse Körner auf (3). Sie färben sich durch Heidenhains Färbung intensiv blauschwarz, durch Benda s Färbung ebenso intensiv tief violett. Sie gehören ausschliesslich dem Exoplasma an, sind ungefähr von derselben Grösse und treten ziemlich regelmässig in zwei Reihen auf. Die fraglichen Körner sind um so mehr auffallend, als zwischen denselben und den Säulchen keine in etwaiger Weise färbbare Materie vorhanden ist. Vital muss an diesen zwischenliegenden Stellen eine nicht eiweisshaltige

Flüssigkeit auftreten; denn nach Behandlung derselben Muskelfasern durch andere und zwar entgegengesetzt wirkende Fixierungsmittel bekommt man dasselbe Bild. Die bei diesem Stadium vergleichsweise breite kernführende Endoplasmasäule (1) enthält nur spärliche grössere oder kleinere Körnchen, die niemals die Grösse der exoplasmatischen Körnerbildungen erreichen. Diese endoplasmatischen Einschlüsse färben sich entweder den Exoplasmakörnern ähnlich, oder auch rötlich durch Thiazinrot-R, bezw. gelbrötlich durch Bendas Färbung. Die am Querschnitte rundlichen Kerne zeigen ihre basichromatischen Substanzen als wandständige Schollen. Auf dem Längsschnitte (Mikrophotogr. 2, Taf. VIII) sehen die blattförmigen Säulchen (2) wie sehr feine, bei Färbung durch Heidenhains oben erwähnte Farbe rötliche, durch Bendas Farbe gelb rötliche Fäden aus. Die Grundmembranen sind mitunter recht deutlich zu sehen, und wo die Säulchen dieselben passieren, zeigen sie leichte Verdickungen, welche als Insertionsstellen der genannten Membranen an den Säulchen zunächst zu bezeichnen sind. Diese Stellen der Säulchen entsprechen den Zwischenscheiben (Z) der Autoren. Wie an der vorliegenden Mikrophotographie 2 zu sehen ist, zeigen die Längsschnitte oft die Säulchen paarweise angeordnet. Die Säulchen liegen hierbei dicht nebeneinander mit einem völlig homogenen, kaum färbbaren Sarkoplasma zwischen sich. Eine solche paarweise Gruppierung der Säulchen tritt an der Pheripherie der Fasern auf, wo man an Längsschnitten das schönste Bild der Körner bekommt. Besonders bei Sympetum habe ich eine solche Anordnung als konstant gefunden. Die fragliche Gruppierung der Säulchen könnte bei Längsschnitten leicht die irrige Vorstellung von sehr dicken homogenen Säulchen erwecken. Ich bemerke dies Verhalten, um den Leser dieser Zeilen von einer falschen Beurteilung meiner Ergebnisse abzuhalten. Was indessen bei dem Studium der fraglichen Längsschnitte das regste Interesse erweckt, ist die sonderbar regelmässige Anordnung der exoplasmatischen, zwischen den Säulchen eingeschobenen Körnerbildungen (1), die dem Längsschnitte ein quergestreiftes Aussehen verleihen. Diese Körner, die deutlicherweise mit den interkolumnären Körnern der Querschnitte identisch sind, sind sämtlich fast genau von derselben Grösse, oval und füllen die Zwischenräume zwischen den Säulchen in ebenso grosser Ausdehnung aus, als sich die

Querscheiben der Säulchen erstrecken sollten, wenn sie gefärbt wären. Sie färben sich bei Tinktion durch Heidenhains Farbe intensiv schwarzblau, durch Bendas Farbe intensiv tief violett. Diese exoplasmatischen grossen Körner, die eine so ausserordentlich regelmässige topographische Beziehung zu den Querscheiben der Säulchen aufweisen, habe ich als Q-Körner bezeichnet. Das Endoplasma zeigt bei dem Längsschnitte eine vergleichsweise geringe Menge von Körnchen ungleicher Grösse, Gestalt und Färbbarkeit. Die langgestreckten Kerne stehen in sehr intimem Zusammenhange mit den Grundmembranen, die nicht nur dem Exoplasma zugehören, sondern auch das Endoplasma durchsetzen. Ich finde hier also ähnliche strukturelle Verhältnisse wieder, wie ich sie schon früher[1]) an den Skelettmuskelfasern von Dytiscus beschrieben und abgebildet habe. Das Vorhandensein dieser Beziehungen der Grundmembranen zu den Kernen lässt sich verwerten, um der eigentümlichen Anordnung der Endoplasmagranula oder -schollen in dem unten beschriebenen Stadium 4 eine plausible Erklärung zu geben. Es lässt sich auch mit der von mir unten vorgelegten Deutung des physiologischen Wertes der Quermembranen der Muskelfasern als Bahnen stofflicher Transporte im nahen Zusammenhange bringen.

Stadium 2. Das Bild des Querschnittes (Mikrophotogr. 3, Taf. VIII) stellt fast ein Negativ des oben geschilderten Querschnittes dar. Die Säulchen (2) sind nämlich stark gefärbt und die Q-Körner (1) abgeblasst. Vergleicht man die Dicke der quergeschnittenen Muskelfasern, die dem Stadium 1 angehören, mit derjenigen des vorliegenden Stadiums, so kann man sich davon überzeugen, dass die Fasern des Stadium 2 oft weniger umfangreich sind als diejenigen des Stadium 1. Nicht selten ist dagegen das Endoplasma im Stadium 2 voluminöser als im Stadium 1, was jedoch aus den vorgelegten Photogrammen kaum zu entnehmen ist. Regelmässig fehlt es dem Endoplasma vollständig an stärker gefärbten Körnchenbildungen. Innerhalb des Exoplasma sind wie gesagt, die Säulchen sehr stark gefärbt, dabei auch gleichzeitig dicker als im Stadium 1. Bei Färbung durch Heidenhains Farbe behalten sie durchaus die Lackfarbe, bei Färbung durch Bendas Farbe treten sie tief violett gefärbt hervor. Die zwischenliegenden Körner, die

[1]) l. c. Arch. f. mikr. Anat.

Q-Körner, sind nach Färbung durch Heidenhains Farbe gewöhnlich schwach aschgrau oder rötlich durch Thiazinrot und entweder von einem homogenen Aussehen oder auch vakuolisiert; nach Färbung durch Bendas Farbe sehen sie gewöhnlich graurötlich oder auch gelbrötlich aus und dabei entweder homogen oder auch mehr weniger vakuolisiert. Sind die Säulchen in diesem Stadium dicker als im Stadium 1, so sind anstatt dessen die Q-Körner kleiner als im Stadium 1. Die Säulchen sind, mit anderen Worten, in spezieller Weise färbbar geworden, während sie gleichzeitig an Dicke zugenommen haben. Mit den Q-Körnern ist das Verhalten umgekehrt: sie haben eine entsprechende spezielle Färbbarkeit verloren und gleichzeitig an Dicke abgenommen. — Die Längsschnittsbilder desselben Stadiums gestatten einen noch tieferen Einblick in die stofflichen Umgestaltungen, die demselben Stadium eigen sind. Wie an den Mikrophotographien 4 und 5 a, b und c, Taf. VIII zu sehen ist, zeigen die Säulchen etwas verdickte und sehr stark gefärbte Querscheiben (Q). Bei Färbung durch Heidenhains Farbe sind die isotropen Streifen (J), die übrigens niedrig sind, schwach rötlich (Thiazinrot) gefärbt und die verdickten Q schwarzblau. Bei Färbung durch Bendas Methode sind die J schwach gelblichrot, während die verdickten Q tief violett gefärbt hervortreten. Es ist ja ohne weiteres deutlich, dass diese Querscheiben den stark gefärbten und auch verdickten Säulchen des oben demonstrierten Querschnittsbildes entsprechen. Die isotropen Streifen sind, wie oben bemerkt, niedrig, so dass dieselben das Querschnittsbild kaum beeinflussen können. Die zwischen den Querscheiben liegenden Körner, die Q-Körner, sind blass und auch verkleinert, von der einen Seite zu der anderen abgeplattet. Oft, wie bei der Mikrophotographie 5 a, kann man dieselben fast nur als einen Schatten zwischen den Querscheiben wahrnehmen. Die Seitenränder der Q-Körner gehen diffus in die gefärbten Querscheiben über. Was die Färbbarkeit der Q-Körner anbetrifft, so zeigen sie nach Heidenhains Färbung gewöhnlich eine schwach aschgraue Farbe, mitunter sind sie schwach rötlich durch Thiazinrot-R; nach Färbung durch Bendas Methode nehmen sie gewöhnlich einen schwach graurötlichen Ton an. Entweder sehen sie homogen aus oder sie können aber auch mehr oder weniger vakuolisiert sein. Mikrophotographie 5 b zeigt das

Aussehen des Längsschnittes desselben Stadiums, wo die Säulchen paarweise orientiert sind; und Mikrophotographie 5 c zeigt sowohl paarweise angeordnete als einzelne Säulchen mit zwischenliegenden abgeblassten Q-Körnern. — Die Mikrophotogr. 6 a u. b (Taf. VIII) geben ein etwas anderes und recht oft wiederkehrendes Aussehen desselben Stadiums wieder. Die Säulchen (Mikrophotogr. 6 a [2]) zeigen dasselbe Bild, wie bei den eben demonstrierten Längsschnitten. Die Q-Körner aber (1) sehen wie helle Bläschen aus, die durch eine dunklere Membran abgegrenzt werden. Besonders an solchergestalt modifizierten Q-Körnern kann man sich leicht davon überzeugen, dass sie eine wahre Membran besitzen, und dass sie eher Organelle darstellen mit einer speziellen Organisation als Körperchen mit einfacherer chemischer Zusammensetzung. Bei diesen Befunden gehen die Gedanken zurück zu der Altmannschen Bioblastenlehre; denn tatsächlich stellen die Q-Körner elementäre Gebilde dar, bei denen substanzielle Veränderungen morphologisch nachzuweisen sind. Die Vorstellungen, die man sich über das Zustandekommen und die Weiterentwicklung der Drüsengranula gebildet hat, haben den Altmannschen Ideen im Wege gestanden. Gegenwärtig wissen wir aber vor allem durch Heidenhains Untersuchungen, dass Drüsengranula existieren, deren morphologische Stellung gewiss ganz dieselbe ist wie diejenige der Q-Körner; und es lässt sich vermuten, dass man nach und nach finden wird, dass die Natur der spezifischen Drüsengranula allgemein mit den Q-Körnern zu vergleichen ist. Dass die Q-Körner nicht aus Mikrosomen hervorgehen, sondern wahrscheinlich sich durch Teilung vermehren, halte ich infolge meiner Erfahrung für sicher. Dass aus Mikrosomen Drüsengranula sich entwickeln sollen, dafür hat man auch bisher keine objektiven Befunde vorlegen können. — Bei genauem Studium dieser bläschenförmigen Körner wird man indessen an mehreren Stellen gewahr, dass Reste der im Stadium 1 vorhandenen stark färbbaren Substanz zurückbleiben können, die sichelförmig der Membran der Körner angelagert sind. Diese Bilder erinnern in schlagender Weise an Köllikers oben erwähnte Befunde, laut denen die Körner durch Wasserbehandlung zu Bläschen umgestaltet werden, an deren Peripherie Reste der färbbaren Materie der Körner in sichelförmiger Gestalt zurück-

bleiben können. Diese sichelförmige Substanz, die den Körnern eine schlagende Ähnlichkeit mit den Körnerbildungen gewisser Drüsenzellen verleiht, von denen Heidenhain berichtet hat, und die Knoche (s. oben) in der letzten Zeit als eine die stärker quellbare Kugel umschliessende undurchsichtige Substanz bezeichnet hat, geht ohne jegliche scharfe Grenze in die in ähnlicher Weise gefärbten Querscheiben direkt über. — Bei der Mikrophotographie 6 b sieht man ähnliche bläschenförmig umgestaltete Q-Körner und paarig angeordnete Säulchen. Die Körner erstrecken sich aber hier an mehreren Stellen bis zu den Grundmembranen heran; und wo solche Körner sich von beiden Seiten her in der Membran begegnen, entsteht ein Knötchen, das sich durch Osmium färbt und wahrscheinlich fettartiger Natur ist. Hin und wieder kann man ähnliche Fettkörnchen zwischen den Z angeordnet finden, die durch feinere oder gröbere Stiele sich mit mehr rundlichen und mehr weniger vakuolisierten Q-Körnern verbinden. Ich habe eine solche Stelle in meiner früheren Abhandlung (l. c. Anat. Anz., Fig. 10) abgebildet. Es scheint mir auf der Hand zu liegen, dass diese fettartigen Körnchen, mit ihren breiteren oder schmäleren direkten Verbindungen mit anliegenden Q-Körnern, degenerative Stoffwechselprodukte der Q-Körner darstellen. Ich habe nämlich bei den verschiedensten Tieren als konstant gefunden, dass die ersten fettartigen Ablagerungen, die übrigens nach angestrengter Tätigkeit der Muskelfasern regelmässig auftreten, in der Höhe der Grundmembranen zwischen den Säulchen sich entwickeln. Im Anschluss an diese Deutung der genannten Fettkörnchen möchte ich die Vermutung aussprechen, dass die blasige Umgestaltung der Q-Körner, wobei die Körner nicht verkleinert, sondern anstatt dessen sogar vergrössert werden, ein Zeichen erschöpften Zustandes ausmachen mag. Ich möchte hier teils als einen weiteren Beleg dieser Anschauung hinzufügen, dass ich bei solchergestalt veränderten Körnern ein Zerfliessen derselben beobachtet habe, wobei die Bläschen allerlei unregelmässige Umgestaltungen erfahren können, teils auch daran erinnern, dass es Kölliker gelungen war, zuerst durch längere Behandlung mit Wasser einen ähnlichen Zustand, eine Quellung und blasige Veränderung der Q-Körner, hervorzurufen. — Auch an Längsschnitten ist ausser den Q-Körnern keine andere färbbare Materie innerhalb der interkolumnären Spatien nachzu-

weisen. — Das Endoplasma enthält in der Regel keine Einschlüsse, die sich mit Heidenhains oder Bendas Methode spezifisch färben lassen.

Stadium 3. Das Querschnittsbild der Muskelfasern (Mikrophotogr. 7, Taf. VIII) zeigt einen bedeutenden Zuwachs in der Breite oder in der Dicke, während gleichzeitig die endoplasmatische Zone fast zu dem Umfange der Kerne reduziert worden ist. Das Querschnittsbild lässt auch erkennen, dass diese auffallende Veränderung der Muskelfasern besonders durch die Umgestaltung der Säulchen (2) zustande gekommen ist. Die blattförmigen Säulchen erstrecken sich nämlich von der Oberfläche der Fasern teilweise bis in die nächste Nähe der zentralen Kerne. Sie sind also wesentlich verbreitert. Daneben sind die Säulchenblätter wesentlich verdickt und von einem homogenen Aussehen. Sie sehen bei dem Querschnitte wie dicke solide Stäbchen aus. Es scheint ohne weiteres klar zu sein, dass die ansehnliche Verdrängung des Endoplasma durch den genannten Breitezuwachs der Säulchen bedingt wird. Das Querschnittsbild unterscheidet sich auch in der Hinsicht von dem oben demonstrierten, dass die Färbbarkeit der einzelnen Strukturen eine ganz andere geworden ist. Die dicken und breiten Säulchenblätter nehmen nämlich bei Heidenhains Methode (mit Nachfärbung durch Thiazinrot-R) ein hellrotes Aussehen an; bei Bendas Methode zeigen sie eine charakteristische bräunlich-rötliche Nuance. In beiden Fällen machen sie desgleichen einen wachsartigen Eindruck. Die interkolumnären Interstitien enthalten indessen nicht nur Q-Körner, sondern auch eine diffus verbreitete ausserordentlich feinkörnige Materie (1), worin die Körner eingebettet liegen. Diese Materie färbt sich bei Tinktion durch Heidenhains Methode sehr schwach grau, bei der Bendaschen Färbung schwach grau-rötlich, oder schwach rötlichblau. An den Oberflächen der Säulchen verdichtet sich diese Materie hin und wieder und tritt dabei als eine etwas stärker färbbare Grenzschicht derselben auf. Es kann wohl angenommen werden, dass diese Grenzschicht ein Artefakt darstellt, bedingt durch die Ausfüllung der interkolumnären Materie. Hin und wieder wird man auch kleinere Vakuolenbildungen derselben Materie gewahr, die man von den Q-Körnern zu unterscheiden hat, die in derselben eingebettet liegen. Diese letzteren sind bedeutend verkleinert und zeigen bezüglich ihrer Färbbar-

keit ganz ähnliche Verhältnisse, wie in dem zunächst oben erwähnten Stadium 2. — Das in hohem Grade in seinen Dimensionen verringerte Endoplasma enthält mehr oder weniger spärliche, rundliche Körnchen, die den Kernen dicht angelagert sind. Sie färben sich durch Eisenhämatoxylin-Thiazinrot blauschwarz, durch Bendas Färbung tief violett. — Wie man an den Bildern des Stadium 2 den Zustand der Muskeltätigkeit erkennen kann, den man als Extension bezeichnet, so kann man an den Quer- und Längsschnitten (Mikrophotogr. 8—10, Taf. VIII) des vorliegenden Stadiums die Merkmale wiederfinden, welche die Kontraktion kennzeichnen. So sieht man als mehr oder weniger scharf gefärbt die sogenannten Kontraktionsstreifen (3), die zu den Zwischenscheiben, aber auch zu den Grundmembranen in Beziehung zu stehen scheinen, weil sie nicht diskontinuierlich sind. Sie färben sich durch Heidenhains Methode blauschwarz und durch Bendas Methode violett. Die zwischen den Kontraktionsstreifen eingefassten Muskelfächer sind sehr niedrig, und die Säulchen erwiesen sich bei genauem Studium sehr verdickt. Dies letztere Verhalten ist jedoch nicht so ohne weiteres sogleich zu erkennen, weil die dünnen Längsschnitte die radienartig angeordneten blätterförmigen Säulchen gewöhnlicherweise tangential getroffen haben. Bei den oben demonstrierten Stadien sind die Säulchen dagegen so dünn, dass Querschnitte oder sehr schiefe Schrägschnitte der Säulchen überall zu finden sind. Die Querscheiben der Säulchen färben sich im vorliegenden Stadium durch Heidenhains Methode (kombiniert mit Thiazinrot-R) nicht blauschwarz, sondern rötlich, und durch Bendas Methode hellbraun-rötlich. Die interkolumnären Interstitien der Muskelfasern sind durch eine diffus verteilte Materie ausgefüllt, worin die Q-Körner eingebettet liegen. Diese Materie, die nicht nur die Spatien der einzelnen Muskelfächer ausfüllt, sondern von dem einen Fache in das andere überfliesst, wobei sie auch direkt in die ähnlich gefärbten Grundmembranen übergeht, färbt sich durch Heidenhains Methode aschgrau (heller oder dunkler) und durch Bendas Methode heller oder dunkler grauviolett. Wo die Materie mit den Grundmembranen zusammenhängt, ist sie sägeförmig gestaltet, infolgedessen man den Eindruck gewinnen könnte, dass sie aus denselben ausfliessen sollte. Die in die Materie eingebetteten Q-Körner sind so weit verkleinert, dass

ihre beiden Pole die naheliegenden Grundmembranen erreichen. Ihre Höhe stimmt also überein mit der Höhe der zugehörigen Muskelfächer (Mikrophotographie 10). Ihre Färbbarkeit kann einigermassen wechseln, je nach dem Grade ihrer Vakuolisierung. Entweder zeigen sie eine Farbennuance und Farbestärke, die genau derjenigen der interkolumnären diffusen Materie entspricht oder auch sind sie bläschenähnlich und sehen dabei wie kleine helle Perlen aus (Mikrophotogr. 10), die in transversellen Reihen zwischen den Kontraktionsstreifen angeordnet sind. Das sehr verdrängte Endoplasma enthält rundliche Kerne, die in einer einfachen Säule dicht aneinander gelagert sind. Die feinen Spalten zwischen denselben und dem kontraktilen Exoplasma tragen grössere oder kleinere rundliche Körnchen, die sich durch Eisenhämatoxylin blauschwarz färben, durch Bendas Methode tief violett.

Stadium 4. Die Quer- und Längsschnittsbilder legen unzweideutig dar, dass diese Phase eine successiv fortschreitende Modifikation des Stadium 3, d. h. der Kontraktion, darstellt. Die Fasern sind am Querschnitte (Mikrophotogr. 11—13, Taf. IX) anfangs von ungefähr derselben Dicke wie im Stadium 3, und die Säulchen zeigen die Charaktere der Kontraktion, sind breit und dick und nicht spezifisch gefärbt. Aber das Endoplasma und die diffuse interkolumnäre Materie mit den Q-Körnern zeigen in stärkerem Grade eine Vermehrung ihres färbbaren Inhaltes. Hand in Hand mit diesem successiven substanziellen Zuwachs erfahren die Säulchen eine gradatim vorsichgehende Abnahme ihrer Dicke und Breite. Hierdurch wird Platz bereitet für die erwähnte Anhäufung neuer Materie im Gebiete des Endoplasma und der interkolumnären Spatien. Die an meinen Präparaten zuerst nachweisbaren Abweichungen von dem Aussehen des Querschnittsbildes bei der im Stadium 3 geschilderten Kontraktion beziehen sich auf den Inhalt der interkolumnären Interstitien. Die diffuse Materie (Mikrophotogr. 11, besonders links) wird stärker färbbar und zwar durch Heidenhains Methode blau, durch Bendas Methode violett. Hin und wieder treten Vakuolen auf, die von den eventuell noch bläschenähnlichen Q-Körnern unabhängig sind. Ich möchte annehmen, dass diese Vakuolen infolge der Konservierung der gewiss noch dünnflüssigen interkolumnären Materie entstanden sind. In diesem Stadium nehmen die Q-Körner immer mehr dieselbe Färb-

barkeit an, wie die genannte Materie. Aber hin und wieder findet man Körner, deren färbbarer Inhalt sichelförmig gestaltet ist, während der übrige Teil der Körner bläschenförmig ist. Gleichzeitig mit dieser zunehmenden Färbbarkeit der genannten Materie und der in derselben eingebetteten Q-Körner schwellen diese letzteren am Umfange an und die in ähnlicher Weise färbbaren Endoplasma-Körner nehmen stetig an Anzahl zu. In solcher Weise nehmen die Querschnittsbilder der Muskelfasern endlich ein Aussehen an, das die Mikrophotographien 12 und teilweise auch 13 (bei 1) wiedergeben. Die Säulchen sind noch dick und breit (Mikrophotogr. 12), infolgedessen das Endoplasma noch eng ist, obwohl es an Umfang zugenommen hat, gleichzeitig mit der Entwicklung körnchen- und schollenartiger Ablagerungen. Die Zwischenräume zwischen den Säulchen sind fast vollständig ausgefüllt durch eine sehr stark färbbare Materie, die teils diffus verteilt ist, teils auch die Q-Körner imprägniert. Die Q-Körner haben ein „geflügeltes Aussehen" bekommen (s. die historische Darstellung). An sehr zahlreichen Stellen kann man einen unvermittelten Übergang zwischen den Endoplasma-Körnchen und den „Flügeln" der Q-Körner beobachten. — Wie die Querschnittsbilder des vorliegenden Stadiums eine gewisse Variationsbreite ihres Aussehens darbieten, so ist auch ein ähnliches Verhalten in betreff der Längsschnittsbilder vorhanden (Mikrophotogr. 14—17, Taf. IX). Die voneinander abweichenden Bilder als verschiedene Stadien aufzufassen und zu bezeichnen, wäre aber meines Erachtens ganz verfehlt, weil diese Bilder so innig ineinander überfliessen und zusammen eine typische Phase darstellen. Das Längsschnittsbild Mikrophotographie 14 steht den Längsschnittsbildern des Stadium 3 (Kontraktion) sehr nahe. Die Muskelfächer sind von derselben niedrigen Höhe, voneinander durch scharf gefärbte Kontraktionsstreifen geschieden. Die interkolumnäre diffuse Materie färbt sich aber stärker als im Stadium 3 (durch Heidenhains Methode blauschwarz, durch Bendas Methode tief violett), und geht gewiss an einigen Stellen von einem Muskelfache in andere über (unten); an zahlreichen Stellen bemerkt man doch (oben) eine Zerklüftung derselben in Querbänder, die den einzelnen Muskelfächern entsprechen und voneinander durch hellere Streifen geschieden sind. Wo diese Streifen zu sehen sind, findet man die entsprechenden Grund-

membranen abgeblasst, während noch die Zwischenscheiben scharf gefärbt sind. Das Endoplasma ist deutlich verbreitert und enthält dicht angehäufte, stark gefärbte (resp. blauschwarz und tief violett) Körnchen und Schollen, die ineinander und auch in die Zwischenscheiben-Grundmembranen übergehen. — Die Mikrophotographie 15 zeigt ein noch weiter entwickeltes Stadium. Die Muskelfächer sind noch niedrig, aber doch etwas höher als im vorigen Falle. Die Grundmembranen sind nicht gefärbt, wohl aber die Zwischenscheiben (2). Eine gefärbte Mittelscheibe ist zu sehen. Übrigens lassen sich die noch dicken Säulchen nicht spezifisch durch Heidenhains und Bendas Methoden färben. Die durch diese Methoden spezifisch färbbare interkolumnäre Materie tritt noch deutlicher als im vorigen Falle metamer angeordnet auf, in der Form dunkler Querbänder (3), die den Muskelfächern entsprechen und nur hier und dort durch breitere oder schmälere Stiele ineinander übergehen. In diesen Querbändern liegen die Q-Körner eingebettet, die entweder als Bläschen, oder auch und am gewöhnlichsten als ovale Körperchen von derselben Färbbarkeit, wie die interkolumnäre Materie, hervortreten. Haben sie ein bläschenförmiges Aussehen, so zeigen sie oft einen stark färbbaren sichelförmigen Teil an ihrer Peripherie. Die Endoplasmasäule (1) ist deutlich breiter als im vorigen Falle und mit zahlreichen grösseren oder kleineren Körnchen versehen, die sich ganz ähnlich färben, wie die interkolumnäre Materie. Die länglichrundlichen Kerne liegen noch nahe aneinander und zeigen oft stachelförmige Vorsprünge, die in die endoplasmatischen Verlängerungen der Grundmembranen direkt auslaufen. Auch die Kerne zeigen eine deutliche Vermehrung ihrer basichromatischen und auch oxichromatischen Substanzen. — Ein anderes Längsschnittsbild (Mikrophotogr. 16) zeigt die in ähnlicher Weise wie oben färbbare interkolumnäre Materie nebst den in derselben eingebetteten Q-Körnern als Querbänder (2) hervortretend, die voneinander durch helle Querstreifen geschieden sind, wo die Grundmembranen liegen. Weder diese letzteren, noch die Zwischenscheiben zeigen nunmehr eine spezifische Färbbarkeit. Die Muskelfächer zeigen ungefähr dieselbe Höhe, wie im vorigen Falle. Das breite Endoplasma (1) ist mit grösseren und kleineren Körnchen prall ausgefüllt. An mehreren Stellen lässt sich nachweisen, dass diese Körnchen, die sich in ähnlicher Weise färben lassen wie die interkolumnäre

Materie, in die Querbänder dieser letzteren direkt übergehen. Die Kerne zeigen dasselbe Aussehen wie in den oben demonstrierten Längsschnitten. — Bei dem Längsschnitte, den die Mikrophotographie 17 wiedergibt, findet man übereinstimmende Strukturen wieder. Nur tritt der direkte Übergang der Endoplasmakörnchen und -schollen in die interkolumnären Querscheiben deutlich hervor. Die bei den oben demonstrierten Längsschnitten sehr unregelmässig angeordneten Endoplasmakörnchen sind miteinander zusammengeflossen zu Körperchen, die Querbänder bilden und sich von den Kernen, die nunmehr langgestreckt sind, in transverseller Richtung erstrecken und in ihrer Lage den Querbändern der interkolumnären Materie genau entsprechen. In diese letztere gehen sie unvermittelt über und stehen desgleichen in sehr intimer Beziehung zu den Kernen, deren chromatische Substanzen ebenfalls transversal angeordnet sind. Die Muskelfächer sind deutlich niedriger als in den Stadien 1 und 2, jedoch höher als im Stadium 3.

Jedes der oben beschriebenen vier Stadien zeigt, wie dargelegt worden ist, grundverschiedene Eigenschaften in betreff der Säulchen, des Endoplasma, der Q-Körner und der interkolumnären Materie, wodurch die Stadien voneinander leicht zu unterscheiden sind. Indessen darf es wohl jedem schon a priori klar sein, dass zwischen den genannten Phasen der stofflichen Umsetzungen Übergangsstadien existieren müssen. Schon aus der oben gelieferten Darstellung ist wohl zu verwerten, dass diese Stadien wenigstens teilweise auseinander hergeleitet werden könnten. Dass es so auch in der Tat ist, davon kann man sich in noch entschiedenerer Weise überzeugen durch das nähere Studium gewisser der angedeuteten morphologischen Zwischenphasen, die sich als typisch und systematisch wiederkehrend kundgeben. Diese zwischenliegenden Stadien können an dem fixierten Materiale entweder einzelnen ganzen Muskelfasern eigen sein, oder auch erweisen sie sich als kürzere oder weiter ausgedehnte Periode eines innerhalb einer Faser vorsichgehenden Stoffwechselprozesses. So ist z. B. ein auffallend deutlicher Übergang zwischen dem Stadium 4 und dem Stadium 1 oft zu sehen. An Querschnitten findet man die für das Stadium 4

charakteristischen stark färbbaren und radial angeordneten interkolumnären Querbänder mit den in denselben eingebetteten und ähnlich färbbaren Q-Körnern sich in diskrete freie Q-Körner auflösend, während die Säulchen verdünnt werden, und die ganze Faser zu dem für das Stadium 1 ausgezeichneten Umfange zusammenfällt. In der Mikrophotographie 13 (Taf. IX) zeigt die Faser 1 schon recht dünne Säulchen, während noch die Q-Körner „geflügelt" sind. Die Faser 2 stellt zunächst das Stadium 1 dar. Bei der Schilderung

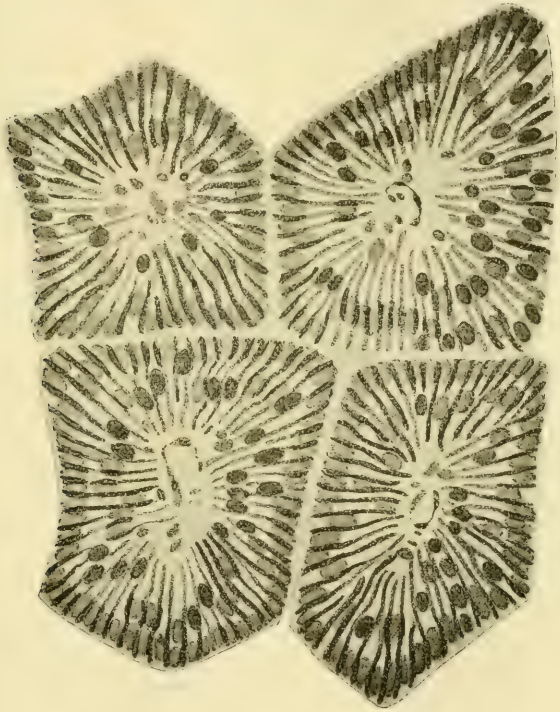


Fig. 3.

der Stadien 3 und 4 habe ich schon auf zwischenliegende Stadien hingewiesen. Für die Beurteilung der stofflichen Veränderungen, die für das Zustandekommen des Stadium 2 ausschlaggebend sind, ist das Stadium der zwischenliegenden Stadien zwischen 1 und 2 von besonders grossem Werte. Die Textfigur 3 gibt in 4 Querschnitten solche Übergangsformen wieder. An gewissen Stellen zeigen diese Querschnitte die Merkmale des Stadium 1, an anderen Stellen dagegen diejenigen des Stadium 2, und zwar so, dass

dieselben Säulchen an verschiedenen Gebieten eine verschiedene Färbbarkeit zeigen, je nach der Färbbarkeit der zunächst anliegenden Q-Körner. An solchen Stellen, wo die Q-Körner sich durch Heidenhains und Bendas Methode spezifisch färben lassen, zeigen die dicht anliegenden Stellen der Säulchen keine spezifische Färbung durch dieselben Methoden. Wo sich aber die Q-Körner nicht spezifisch färben lassen, sondern abgeblasst hervortreten, haben die zunächst anliegenden Stellen der Säulchen die spezifische Farbe intensiv aufgenommen und erscheinen gleichzeitig mehr oder weniger verdickt.

Zuletzt sei es mir gestattet, einiges in betreff der Trophospongien der fraglichen Muskelfasern zu bemerken. Bekanntlich kann man diese Strukturen mit einiger Sicherheit und Vollständigkeit bisher nur durch die Golgische Chromsilbermethode zur Ansicht bringen. Bei den Insekten stellen sie, wie aus Cajals[1]) und besonders aus meinen eigenen Untersuchungen[2]) zu entnehmen ist, die terminalsten, ausschliesslich protoplasmatischen und soliden fadenförmigen Verzweigungen der die Muskelfasern umspinnenden Tracheen dar. Bei den fraglichen Muskelfasern der Netzflügler bilden sie transversal angeordnete sehr regelmässige und geschlossene Fadennetze, die die Säulchen umgeben und durch längslaufende Zweige miteinander verbunden sein können (Textfig. 2). Sie treten in der Höhe der beiden Enden der Querscheiben und damit auch an den beiden Polen der Q-Körner auf und gehen an der Peripherie der Muskelfasern in das Sarkolemma direkt über. Das letztere gehört meines Erachtens zu dem Tracheensystem und stellt keine Differenzierung der Muskelfaser selbst dar. Soweit ich habe finden können, sind die einzelnen Fäden der Trophospongien in den Stadien 1 und 2 unverändert. Wenigstens lassen sich keine morphologischen Umgestaltungen derselben nachweisen. Im Stadium 3 und besonders im Stadium 4 dagegen werden die Netzfäden wesentlich verdickt und zeigen dabei eine hellbraune axiale Partie, die durch eine schwarzbraune kortikale Zone abgegrenzt wird (Textfig. 4). Bekanntlich hat Cajal ähnliche erweiterte Stellen der Trophospongien besonders an

[1]) l. c. Zeitschr. f. wiss. Mikr.
[2]) l. c. Arch. f. mikr. Anat.

Ganglienzellen und Drüsenzellen nachgewiesen und dieselben als sackförmige Umgestaltungen der Netzteile gedeutet. Wie in meiner Arbeit über die Trophospongien der Muskelfasern[1]) zu sehen ist, kann man — wie Nyström zuerst gezeigt hat — auch unter Umständen die Trophospongien der Herzmuskelfasern in grösserer oder geringerer Ausdehnung vital injizieren, was ja auf eine Kanalisierung, eine Verflüssigung derselben notwendigerweise hindeuten muss. Meiner Erfahrung und Auffassung nach werden also die Trophospongien der Flügelmuskelfasern der Netzflügler, besonders im Stadium 4 aus einem soliden Zustande in einen flüssigen mehr oder weniger reichlich übergeführt. In den Stadien 1 und 2 dagegen scheinen sie sich in dieser Hinsicht indifferent zu verhalten.

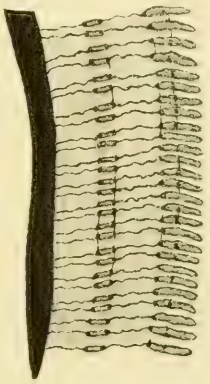


Fig. 4.

Diese Auffassung von den stofflichen Veränderungen der Trophospongien harmoniert, wie wir weiter unten erfahren werden, in zusprechender Weise mit der nachweisbaren physiologischen Bedeutung des Stadium 4 als eine regenerative Phase.

Endlich möchte ich hinzufügen, dass man konstant unter den typischen Flügelmuskelfasern der Netzflügler Fasern vom Typus der Skelettmuskelfasern findet. Die oben demonstrierte Textmikrophotographie zeigt einen Faszikel solcher Fasern bei ×. Ebenso will ich bemerken, dass unter den Flügelmuskelfasern solche vorkommen, die im Stadium 2 einen Hensenschen Streifen in der Mitte der Querscheiben der Säulchen zeigen. Auf diese Fasern gehe ich indessen im vorliegenden Zusammenhange nicht ein.

Es darf wohl jedem Einsichtigen klar sein, dass die oben beschriebenen Stadien in der Tat verschiedenen Phasen stofflicher Umsetzungen entsprechen müssen. Denn wenn es auch zulässig

[1]) l. c. Arch. f. mikr. Anat.

wäre vorauszusetzen, dass die benutzten histologischen Reagenzien die vitalen Strukturen in erheblicher Weise verunstaltet hätten, so müsste man nichtsdestoweniger zugeben, dass die verschiedenen histologischen Bilder notwendigerweise ungleichen vitalen substanziellen Zuständen entsprechen müssen, weil sie an einem und demselben Schnitt vorkommen können und weil sie so gesetzmässig wiederkehren. Die histologische und histochemische Erfahrung hat indessen als sicher hingestellt, dass Osmiumsäure und Chromosmiumgemische vitale Strukturen und vor allem vitale granuläre Strukturen sehr getreu wiedergeben. Die experimentellen Untersuchungen von A. W. Berg[1]) und Fischer beweisen in dieser Hinsicht die Richtigkeit der histologischen Erfahrung. Flemming[2]) äussert sich über sein Chromosmiumgemisch: „Die treue Fixierung der Formen bei diesem Verfahren ist jedenfalls der momentan tötenden Wirkung der Osmiumsäure zuzuschreiben, die gleichzeitige Verdeutlichung den anderen mitwirkenden Säuren." — „Was versteht", sagt Fischer[3]), „Flemming hier unter töten und absterben? Ich glaube doch nur Aufhebung und Stillstand der gerade in der Zelle verlaufenden, mit morphologischen Veränderungen verbundenen Prozesse: hervorgerufen durch die Gerinnung alles Gerinnbaren, die chemische Fällung alles Fällbaren." Zwar hat Fischer durch seine Versuche nachgewiesen, dass die Flemmingsche Vermutung, dass die Osmiumsäure „momentan tötet", die anderen Bestandteile des Gemisches aber langsamer, nicht zutreffe, sondern dass das Umgekehrte richtig sein soll. Dieselben Versuche geben nichtsdestoweniger deutlich an die Hand, dass die Fällungsfähigkeit des Gemisches eine ausserordentlich hohe ist. Ich glaube, dass es eben diese Eigenschaften der Chromosmiumgemische sind, die dieselben so ausserordentlich geeignet machen für Studien über die feinen stofflichen Veränderungen der Muskelfasern. Denn soweit wenigstens meine Erfahrung hinreicht, gibt es überhaupt keine anderen modernen Fixierungsmethoden, die den momentanen Zustand der Muskelfasern getreuer konservieren und also das Studium der verschiedenen Muskelbilder für ernsthaftere Schlüsse zugänglicher machen. In betreff der Bedeutung der

[1]) Die Fehlergrösse bei den histologischen Methoden. Berlin 1908.
[2]) Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig 1882.
[3]) Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.

Osmiumsäure für die Fixierung vitaler morphologischer Zustände quergestreifter Muskelfasern hatte übrigens schon Engelmann[1]) in seiner klassischen Arbeit über solche Fasern die prädominierende Stellung dieses Mittels hervorgehoben. Er schreibt nämlich u. a.: „Aller Mühe überhoben wäre man, wenn man Mittel besässe, Kontraktionswellen unverändert zu fixieren, also Muskelfasern in den verschiedenen Stadien ihrer Tätigkeit ohne wesentliche Änderung ihrer Form und optischen Eigenschaften plötzlich zur Erstarrung zu bringen. Es gibt solche Mittel. Das beste ist wohl die Überosmiumsäure, welche schon von Hensen, mit besonderem Erfolge aber von Flögel zum Studium der Kontraktionserscheinungen benutzt wurde.“ — — „Vorzüglich wirken Lösungen von etwa $^1/_2$—2 %.“

Ich habe schon früher in einer Arbeit[2]) die Auffassung geltend zu machen versucht, dass die Q-Körner eine gewisse färbbare Materie den Säulchen überliefern, die für die Funktion der Muskelfasern unumgänglich ist und die bei der Tätigkeit der Faser, bei der Kontraktion, aus den Säulchen gelöst wird, oder wenigstens einer erheblichen Veränderung unterliegt. Ich habe mehrere schwerwiegende Gründe für die Wahrscheinlichkeit dieser Auffassung vorgebracht und zwar: 1. dass in konstanter Weise die Q-Körner dann mehr oder weniger abgeblasst sind, wenn die Querscheiben der Säulchen sich durch Heidenhains und Bendas Methoden spezifisch färben lassen (Stadium 2); 2. dass bei gewissen Übergängen zwischen den Stadien 1 und 2 die dünnen Säulchenblätter nur an den Stellen verdickt und gleichzeitig auch spezifisch gefärbt werden, wo sie solchen Q-Körnern dicht anliegen, die sich von den übrigen Q-Körnern desselben Faserquerschnittes durch ihr abgeblasstes Aussehen unterscheiden (Textfig. 3); in Stadium 1 sind die Querscheiben sehr dünn und nicht spezifisch gefärbt, während die anliegenden Q-Körner vergleichsweise gross sind und sich in tinktorieller Hinsicht umgekehrt verhalten; in Stadium 2 dagegen sind die Querscheiben vergleichsweise dicker und intensiv spezifisch gefärbt, während die entsprechenden Q-Körner klein

[1]) Mikroskopische Untersuchungen über die quergestreifte Muskelsubstanz. Arch. f. Physiol., Bd. 7, 1873.

[2]) l. c. Skandinav. Arch. f. Physiol.

und nicht spezifisch gefärbt, sondern abgeblasst sind. Die Färbbarkeit oder die Nicht-Färbbarkeit der Querscheiben und der Q-Körner durch Heidenhains und vor allem durch Bendas Methode muss dringend auf die Anwesenheit bezw. das Nichtvorhandensein einer gewissen färbbaren Materie hindeuten. Dass diese Materie eiweissartiger Natur sein muss, geht auch aus denselben tinktoriellen Eigenschaften mit grösster Wahrscheinlichkeit hervor. Um eine glykogenartige Substanz kann es sich nicht handeln, wie das negative Ausfallen zahlreicher auf diesen Körper von mir gerichteter mikro-chemischer Untersuchungen mit Sicherheit dargelegt hat. In dieser Hinsicht sind besonders Arnolds Glykogenstudien von grossem Belang; denn diese haben unzweideutig bewiesen, dass selbst bei Pflanzenfressern in den verschiedensten funktionellen Stadien der Muskelfasern kein Glykogen an den Querscheiben nachgewiesen werden kann, während dasselbe an den dazwischen liegenden Körnerbildungen oft zu finden ist. Wie weiter unten demonstriert wird, kann man endlich bei den Flügelmuskelfasern eines anderen Netzflüglers, Myrmeleon, und der Hymenopteren das direkte Übertreten der fraglichen färbbaren eiweissartigen Substanz der Q-Körner aus diesen Körnern in die Querscheiben der anliegenden Säulchen hinein beobachten; und damit ist der objektive unleugbare Beweis für das tatsächliche Vorhandensein eines solchen stofflichen Austausches zwischen den Q-Körnern und den Querscheiben geliefert.

Durch experimentelle Studien kann man sich weiter eine gut begründete Auffassung verschaffen über den funktionellen Wert der Q-Körner. Es lässt sich nämlich aus solchen Experimenten schliessen, dass die Q-Körner für die normalen vitalen Aufgaben der Säulchen von wesentlicher Bedeutung sein müssen, und dass die färbbare Substanz, die die Q-Körner den Querscheiben zu überliefern haben, hierbei obenan steht. — Man kann nämlich die Netzflügler so weit ermüden, dass sie ihre Flügel nicht mehr zu bewegen vermögen. Wenn man die Tiere (am besten geeignet finde ich Libellula) mit den Fingern an den Abdomina festhält und sie dabei unablässig zum Fliegen reizt, so flattern sie intensiv und anhaltend, um sich frei zu machen, und werden binnen zirka dreiviertel Stunden so erschöpft, dass sie ihre Flügel nicht mehr zu bewegen vermögen. Bei dieser Erschöpfung der Flügel-

muskelfasern tritt bei der histologischen Untersuchung ein sehr typisches morphologisches Bild konstant hervor. Die Mehrzahl der Muskelfasern befindet sich in einem Stadium, das zunächst dem Stadium 1, oder auch dem Zwischenstadium zwischen 1 und 2 entspricht, aber von dem normalen Aussehen der Q-Körner wesentlich abweicht (Mikrophotogr. 18 u. 19, Taf. IX u. 20, Taf. X). Diese Körner sind nämlich zu minimalen Dimensionen reduziert und treten gewöhnlich als kleinste Bläschen hervor. Ihre Menge ist auch oft bedeutend geringer als normal. Hin und wieder kann man Muskelfasern sehen, bei denen eine grössere oder kleinere Anzahl fast normaler Q-Körner vorhanden sind, mit gewöhnlicher Grösse und Färbbarkeit. Bemerkenswert ist weiter, dass man nicht selten Muskelfasern findet, bei denen im Querschnitt zwei Kerne nebeneinander im Endoplasma zu sehen sind (Mikrophotogr. 19). Sehr oft begegnet man bei ähnlich ermüdeten Flügelmuskeln dem oben besprochenen Zwischenstadium zwischen den Stadien 1 und 2, bei dem man also auf Querschnitten die Säulchen nur an den Stellen spezifisch gefärbt zur Ansicht bekommt, wo blass gefärbte Q-Körner denselben anliegen. Hierbei ist zu beachten, dass die gefärbten Stellen der Säulchen sehr klein sind, indem sie nur den stark verkleinerten Q-Körnern in ihrem Umfange entsprechen (vgl. Mikrophotographie 19). Querschnittsbilder ähnlicher Art sind ja in hohem Grade geeignet, die Auffassung zu stützen, dass die Säulchen färbbare Materie aus den Q-Körnern aufnehmen. — Die erwähnten modifizierten Stadien 1 und Zwischenstadien zwischen 1 und 2 sind sehr häufig. Dagegen sind Muskelfasern des Stadium 2 auffallend spärlich. Normaliter ist im Gegensatz dazu das Stadium 2 fast das am häufigsten vorkommende. — Die Ermüdungsexperimente zeigen mit genügender Deutlichkeit, dass gleichzeitig mit einem nachweisbaren Unvermögen, die Flügel zu bewegen, die Q-Körner in hohem Grade reduziert sind, nicht nur hinsichtlich ihrer Grösse, sondern auch in betreff ihres färbbaren Inhaltes, und Muskelfasern mit vollständig gefärbten Querscheiben sehr spärlich sind, während Muskelfasern mit unvollständig gefärbten Querscheiben auffallend zahlreich vorkommen. Ich bin der Ansicht, dass man aus diesen Tatsachen den Schluss ziehen kann, dass die Q-Körner mit ihrem färbbaren Inhalte

für die normale Tätigkeit, für die normalen stofflichen Umsetzungen der Säulchen notwendig sein müssen.

Da die Flügel der Netzflügler durch ihr Stillstehen oder ihre Bewegung, wie ein Indikator, die Ruhe oder die mehr oder weniger intensive Tätigkeit der zugehörigen Muskelfasern kundgeben, so lässt es sich ja vermuten, dass man sich durch geeignete Experimente an diesen Tieren darüber recht sicher orientieren könnte, welchen funktionellen Stadien die oben erwähnten morphologischen Stadien zu entsprechen haben. Es ist mir auch gelungen, durch eine grosse Reihe solcher Experimente mit ziemlich grosser Sicherheit festzustellen, welchen Phasen der stofflichen Umsetzungen die verschiedenen physiologischen Tätigkeitszustände entsprechen.

1. Bei einer Serie meiner Versuche wurden die Tiere am Vormittag, zwischen 11—1 Uhr, eingesammelt und in einem Käfig für 8—9 Stunden eingeschlossen, der so plaziert wurde, dass keine stärkeren äusseren Reize die Tiere erregen konnten. Am Abend waren die Tiere noch wach. Durch eine möglichst schnelle Stichinjektion des Fixierungsmittels wurden die Flügelmuskelfasern momentan getötet. Jedoch war es unmöglich, das Fixierungsmittel so schnell anzuwenden, dass nicht wenigstens einige wenige und blitzschnelle Flügelschläge von dem Tiere ausgeführt werden konnten. Die Tiere, deren Flügel vor der Fixierung sich etwas lebhafter bewegen konnten, wurden weggelassen. Bei der nachfolgenden Untersuchung der übrigen Tiere zeigten die Flügelmuskelfasern in auffallend prädominierender Ausdehnung das Stadium 2, wo die Querscheiben stark spezifisch gefärbt und die Q-Körner mehr weniger abgeblasst hervortreten. Dieses Stadium trat in konstanter Weise bei sämtlichen wohlgelungenen Experimenten als vorherrschend hervor, und scheint deshalb einer Phase zu entsprechen, in der die Muskelfasern nicht kontrahiert sind, aber sich in einem solchen Zustande befinden, dass sie auf einen Reiz durch Kontraktion sogleich, blitzschnell reagieren können, wo, um ein schon früher von mir verwandtes Bild zu benutzen, der Hahn gespannt ist, sodass man nur den Drücker zu berühren braucht, um den Schuss losgehen zu lassen.

2. Bei einer anderen Serie von Experimenten habe ich die Tiere am Vormittag eingesammelt, dieselben aber in einem dunklen Käfig bei Zimmertemperatur bis in die nachfolgende Nacht eingeschlossen. Die Fixierung der Muskelfasern erfolgte in der Nacht um 12—1 Uhr. Hierbei verhielten sich die Tiere im allgemeinen schläfrig und träge, und die Flügel waren unbeweglich. Gewisse Tiere waren aber etwas lebhafter, wobei jedoch die Flügelschläge nur zögernd erfolgten. Die mikroskopische Untersuchung zeigte die meisten Muskelfasern im Stadium 1, wo die Säulchen sehr dünn und die Querscheiben nicht spezifisch gefärbt sind, während die Q-Körner sich intensiv färben lassen und relativ gross sind. Dieses Stadium dürfte also einem Zustande der Muskelfasern entsprechen, in dem diese nicht kontrahiert sind und auf einen Reiz nicht unmittelbar, nicht momentan durch Kontraktion reagieren können.

3. Eine Modifikation des zweiten Experimentes hatte ich so zustande gebracht, dass ich die Tiere im Dunkel und bei Kälte 8—9 Stunden aufbewahrte. Die Tiere waren nachher völlig unbeweglich, auch bezüglich ihrer Beine, und es dauerte Minuten, ehe sie wieder lebhaft waren. Bei den sogleich getöteten Exemplaren, die sich noch völlig unbeweglich verhielten, zeigten die Muskelfasern sehr allgemein eine Phase der stofflichen Umsetzungen, die zunächst zu dem Stadium 1 zu rechnen war; aber die auffallend groben und intensiv gefärbten Q-Körner zeigten teilweise eine mehr oder weniger unregelmässige Orientierung (Mikrophotogr. 21, Taf. X). Desgleichen waren an zahlreichen Stellen die Körner durch längslaufende ähnlich gefärbte interkolumnäre Materie miteinander direkt verbunden (vergl. dieselbe Mikrophotogr.). Es ist nun von nicht geringem Interesse, zu erfahren, dass ich ein ähnliches unregelmässiges Aussehen der Q-Körner bei dem Stadium 1 an einigen Netzflüglern gefunden habe, die ich spät an einem kalten Abend eingesammelt hatte und die völlig unbeweglich waren, trotzdem ich dieselben mit meinen warmen Fingern von ihrem Schlaflager losmachen musste. Erst bei der Fixierung zeigten sie, dass sie noch lebend waren. Aus diesen Versuchen und den dieselben völlig deckenden direkten Befunden möchte ich den Schluss ziehen, dass es chemotaktische Kräfte sein müssen, die in dem betreffenden

Zustande die Q-Körner in ihrer so ausserordentlich regelmässigen Lage festhalten.

4. Bei einer anderen Serie von Experimenten habe ich die Flügelmuskelfasern durch einen intermittenten, faradischen Strom gereizt. Bei diesen Versuchen fand ich, wie ja schon a priori zu erwarten war, die Muskelfasern sehr häufig in Stadium 3. Die Säulchen hatten also den Charakter einer Kontraktion und waren dick und nicht spezifisch gefärbt. Die von einander durch kontinuierliche Kontraktionsstreifen abgegrenzten Muskelfächer waren sehr niedrig, die Q-Körner erschienen als Bläschen und waren von einer den Muskelfächern entsprechenden Höhe. Die diffuse interkolumnäre Materie war indessen gering, und vor allem zeigten gewisse Q-Körner (Mikrophotogr. 22, Taf. X) ein Aussehen, das wohl, wie auch die geringe interkolumnäre Materie, zunächst mit dem experimentell hervorgerufenen Tetanus in kausalem Zusammenhang zu bringen wäre. An zahlreichen Stellen waren nämlich die Q-Körner von ungefähr derselben Grösse wie die Mehrzahl der Körner, aber nicht abgeblasst, sondern und besonders in ihrem peripheren Teile stark spezifisch gefärbt.

5. Bei dieser Serie von Versuchen endlich habe ich das Stadium 3 und das Stadium 4 in einer sehr bemerkenswerten Modifikation wiedergefunden, während alle übrigen Stadien fast einen normalen Charakter beibehalten hatten. Ich hatte nämlich physiologische Kochsalzlösungen von 0,75—1% in die Versuchstiere injiziert, wonach ich dieselben ungefähr eine Stunde leben liess. Nach der Injektion bewegten die Tiere anfangs ihre Flügel mehr oder weniger intensiv, um jedoch bald völlig ruhig zu bleiben. Bei der mikroskopischen Untersuchung waren, wie gesagt, die verschiedenen morphologischen Phasen zu sehen und von einem ziemlich normalen Aussehen, ausgenommen jedoch die Stadien 3 und 4. Bei schwacher Vergrösserung sahen diese Stadien wie unregelmässig granuliert und auch nicht besonders stark gefärbt aus. Bei stärkerer Vergrösserung zeigten sich die bei Stadium 4 normal so typisch metamer angeordneten und gleichmässigen Querbänder der interkolumnären Materie durch sehr unregelmässige grössere oder kleinere Schollen ersetzt, die durch Brücken ineinander reichlich übergingen (Mikrophotogr. 23, Taf. X). Es war augenscheinlich, dass die interkolumnäre Materie wesentlich verdünnt, verringert und unregelmässig verteilt war. Da infolge

der Kochsalzinjektion bei sämtlichen Versuchstieren dieselben morphologischen Bilder wiederkehrten, darf wohl angenommen werden, dass die Veränderungen der Fasern in Stadium 3 und 4 durch die Kochsalzbehandlung hervorgerufen waren. Die Muskelfasern scheinen also wahrscheinlich nur im Stadium 3 und 4 in ausgiebiger Weise Stoffe von aussen her aufzunehmen. Wir werden übrigens unten weitere Belege für eine solche Auffassung bei der Besprechung der Skelettmuskelfasern der Säuger finden. Ich kann auch an die oben erwähnte Verflüssigung oder Kanalisation der Trophospongien in denselben Stadien erinnern.

Auf Grund sämtlicher oben referierter Ergebnisse bin ich wohl berechtigt, mir eine Ansicht über die physiologische Bedeutung der verschiedenen Phasen stofflicher Umsetzungen zu bilden. Das Stadium 1 der Flügelmuskelfasern, d. h. das Stadium, wo die Säulchen am dünnsten und auch nicht spezifisch gefärbt sind und wo die Q-Körner dagegen ihren grössten Umfang und ihre intensivste spezifische Färbbarkeit aufweisen, muss ich als ein Ruhestadium ansehen, weil bei den experimentellen Versuchen, bei denen diese Phase prädominierend war, die Flügel der Tiere keine Bewegung zeigten. Da ausserdem das Experiment lehrte, dass die Bewegung der Flügel, wenn sie erfolgte, nicht momentan, sondern nur zögernd zustande kommen konnte und da prinzipiell ähnliche strukturelle Charaktere solchen Tieren eigen waren, die in tiefsten Schlummer versenkt waren, so möchte ich annehmen, dass dieses Stadium die relativ vollständigste Ruhe bezeichnen muss. — Das Stadium 2 dagegen, d. h. das Stadium, in dem die Querscheiben der Säulchen aus den Q-Körnern eine spezifisch färbbare Materie entnommen haben (wobei die Färbbarkeit der Querscheiben von einer deutlichen Verdickung derselben begleitet wird), infolge wovon die Q-Körner selbst ihre spezifische Färbbarkeit mehr oder weniger vollständig eingebüsst haben (und gleichzeitig auch in ihrem Umfange abgenommen haben), muss auch einer Ruhephase entsprechen; denn bei experimentellen Untersuchungen hat es sich ergeben, dass bei dem Prädominieren dieses Stadiums die Flügel der Tiere nicht in Bewegung, aber doch in einem solchen Zustande sind, dass

sie bei einer Reizung momentan, blitzschnell in Bewegung gesetzt werden können. Das Stadium 2 ist also eine fakultative Phase, in der die Säulchen eine solche Zusammensetzung haben, dass sie sich augenblicklich kontrahieren können. Den Stadien 1 und 2 ermangeln übrigens vollständig die allbekannten morphologischen Merkmale einer Kontraktion. — Anders ist jedoch das Verhalten des Stadium 3, dessen morphologischer Charakter dasselbe ohne weiteres als eine Aktivität, eine Kontraktionsphase enthüllen. Die Experimente mit elektrischer Reizung bestätigen auch die Richtigkeit der Deutung dieses Stadiums im Sinne einer Kontraktion. Das Stadium 3 ist durch verdickte und nicht spezifisch gefärbte Säulchen ausgezeichnet. Die Muskelfächer sind sehr niedrig und voneinander durch spezifisch gefärbte und verdickte Grundmembranen geschieden, wobei die Zwischenscheiben der Säulchen ähnlich gefärbt zu sein scheinen (sogenannte Kontraktionsstreifen). Die Q-Körner sind verkleinert und von derselben Höhe wie die Muskelfächer; das Endoplasma ist anfangs zu minimalen Dimensionen verkleinert und enthält kleine Körnchen oder Schollen, die in die Kontraktionsstreifen direkt überzugehen scheinen. Zwischen den Säulchen tritt eine diffus verbreitete spezifisch färbbare Materie auf, die ebenfalls mit den Kontraktionsstreifen direkt verschmolzen ist, ja aus denselben hervorzugehen scheint. — Dieses Bild ist indessen in seinem Aussehen nicht unwichtigen Veränderungen unterworfen, die sich Schritt für Schritt verfolgen lassen und die sich allmählich entwickeln, um in das Stadium 4 endlich überzugehen. Hierbei wird die färbbare diffus verteilte interkolumnäre Materie stetig vermehrt, wobei sie sich zu Querbändern umgestaltet, die nicht weiter mit den Kontraktionsstreifen zusammenhängen, indem die Grundmembranen als stark färbbare Streifen immer mehr verschwinden, während die Zwischenscheiben noch gefärbt bleiben. Gleichzeitig werden die Muskelfächer höher, die Q-Körner werden grösser und intensiv spezifisch gefärbt („geflügelte Körner"), und das Endoplasma wird umfangreicher und mit stark gefärbten Schollen oder Granulis vollgepfropft, die in die exoplasmatischen interkolumnären Querbänder direkt überfliessen oder deren endoplasmatische Fortsetzungen darstellen. — Bekanntlich zeigt das graphische Bild der Kontraktion verschiedene Abstufungen. Der steil aufsteigende Teil der Zuckungskurve dürfte

wohl den schnellen substantiellen Veränderungen der Säulchen am meisten entsprechen, wobei gleichzeitig mit dem Abblassen der Querscheiben die Säulchen an Dicke und Breite plötzlich zunehmen. Der absteigende Teil der Zuckungskurve, die Dekreszente, dagegen stellt bekanntlich keine einfache Fallkurve her; und dieser Teil der Kurve dürfte mit den successiv sich vermehrenden stofflichen Ablagerungen innerhalb der Muskelfasern — mit der Bildung der exoplasmatischen interkolumnären Querbänder und der endoplasmatischen Schollen und Körner — in kausalem Zusammenhange stehen, die morphologisch sich in einer gradatim zustande kommenden Umwandlung in das Stadium 4 und in diesem letzteren selbst kundgeben. — Die Kontraktionsstreifen des Stadium 3 (zunächst die gefärbten Grundmembranen) müssen sicher einen Weg für Transporte gewisser Substanzen von aussen her bis in die interkolumnären Interstitien und in das Endoplasma hinein bezeichnen. Wenigstens lässt sich kein anderer Weg für den Import der färbbaren Substanzen nachweisen, indem diese Streifen die einzigen spezifisch gefärbten Strukturen sind, die sich bis an die Oberfläche der Muskelfasern erstrecken. Diese gefärbten Streifen gehen auch, wie oben hervorgehoben worden ist, direkt in die bei Kontraktion stetig sich vermehrenden färbbaren Substanzen des Exoplasma und des Endoplasma über. Die morphologischen Bilder scheinen auch Anzeichen dafür zu geben, dass die angehäufte diffuse interkolumnäre Materie und die angehäuften Endoplasmaschollen und Körner das wesentlichste Material für die exoplasmatischen Querbänder des Stadium 4 bilden.

Ich stelle mir also den Stoffumsatz in den Stadien 3 und 4 ungefähr in solcher Weise vor, dass während der ersten Phase der Kontraktion, dem aufsteigenden Teile der Zuckungskurve entsprechend, und während des zunächst folgenden Teiles der Dekreszente, unter Vermittlung der Kontraktionsstreifen Substanzen in reichlicher Menge von der Muskelfaser aufgenommen werden und dass während der späteren Abteilung der Dekreszente, des ausgeprägten Stadiums 4, wo die vollständigen Kontraktionsstreifen nicht weiter zu sehen sind, wo das Endoplasma mit Schollen und Körnern vollgepfropft ist, die direkt in die exoplasmatischen Querbänder überfliessen, die Q-Körner

neue färbbare Materie aufspeichern. Auffallend ist nämlich, dass das Stadium 4 successive in das Stadium 1 übergeht. Mit anderen Worten: während der Kontraktion und vor allem während der Dekreszenzphase derselben wird eine Regeneration der Stoffe bewerkstelligt, die zuletzt in die Q-Körner übergehen, um diese für eine neue nachfolgende Tätigkeit zu laden. Diese Regeneration setzt sich aus wenigstens zwei Phasen zusammen, nämlich teils aus einer Absorption von aussen her unter Vermittelung oder Leitung der Grundmembranen („Kontraktionsstreifen") und teils aus einem Übertreten der absorbierten und wahrscheinlich innerhalb des Endoplasma (mit den Kernen) modifizierten Substanzen unter Vermittelung der transitorischen exoplasmatischen interkolumnären Querbänder in die Q-Körner. Die oben erwähnten, mit Kochsalzinjektionen vorgenommenen Experimente scheinen ja auch deutlich an die Hand zu geben, dass die ganze Aktivitäts-(Kontraktions-)Phase eine Absorptionsphase bildet. — Dass das Stadium 4 in der Tat ein regeneratives Stadium ist, wird auch durch das Verhalten begründet, dass die Endoplasmaschollen, wie oben gezeigt worden ist, während dieser Phase in so inniger Beziehung zu den Kernen stehen können. In dieser Hinsicht begegnet man also bei den fraglichen Muskelfasern stofflichen Bewegungen, die in auffallender Weise z. B. an die Befunde von Garnier, Carlier, Launoy u. a. bei gewissen Drüsenzellen und Magenepithelzellen erinnern. Es scheint mir nämlich nicht unwahrscheinlich, dass auch bei den fraglichen Muskelfasern von den Kernen her Substanzen in das Endoplasma hinübertreten, wo sie sich mit den übrigen endoplasmatischen Einschlüssen mengen. Es dürfte von besonderer Wichtigkeit sein, dass sehr viele Fermente, wie die Oxydationsfermente (Jaquet), Fibrinfermente (Halleburton, Pekelharing) u. s. f. Nukleoproteide sind, was ja auf ihre nukleäre Abstammung hindeuten kann.

Ich habe schon früher bezüglich des feineren Baues der Säulchen bemerkt, dass ich an denselben keine fibrilläre Zusammensetzung habe wahrnehmen können. Dagegen lässt sich an kontrahierten Säulchen eine Oberflächenschicht zur Ansicht

bringen, die sicherlich mit der doppelkonturierten Membran der Säulchen bei den Flügelmuskelfasern der Dipteren, Hymenopteren und Coleopteren zu vergleichen ist. Desgleichen kann eine andere Struktur, die in intimem Zusammenhange mit den Säulchen zu stehen scheint, ziemlich leicht bei dem Stadium 2 dargestellt werden (nur ausnahmsweise bei dem Stadium 1, wo die Säulchen regelmässig durchaus gleichförmig aussehen). Wer solche Q-Körner des Stadium 2 näher ansieht, die zu Bläschen abgeblasst sind, wird gewahr, dass diese Bläschen wie in zwei Hälften zerteilt worden sind. Die färbbare Materie der Q-Körner kann persistieren an den beiden Polen der Körner und als ein quergestelltes Septum über der Mitte der Körner, während die zwischenliegenden Teile der Körner zu Bläschen umgestaltet worden sind (vgl. die Mikrophotogr. 6a, Taf. VIII). Ich bin bei meinen Versuchen, diese so schwierig eruierbaren Strukturen zu erklären, bei der Auffassung stehen geblieben, dass zwischen naheliegenden Säulchen transversell ausgespannte Blätter wenigstens in gewissen Phasen der stofflichen Umsetzungen gebildet werden, die so verteilt sind, dass ein solches Blatt der Mitte der Querscheiben und damit auch der Mitte der Q-Körner und je ein Blatt der beiden Enden der Querscheiben und damit auch den beiden Polen der Q-Körner entspricht. Das mittlere dieser Blätter ist wohl identisch mit der Mittelmembran von Heidenhain, die beiden anderen könnten den von Cajal nachgewiesenen Membranellen entsprechen. Wir haben oben bei dem Studium des Stadium 3 erfahren, dass die Grundmembranen in dieser Phase wahrscheinlich als Leiter stofflicher Transporte dienen können; und ich bin zu der Auffassung gelangt, dass die soeben erwähnten Blätter oder Membranen dieselbe Aufgabe zu erfüllen haben. Während nämlich bei dem Stadium 2 die polaren Hälften der einzelnen Q-Körner zu Bläschen abblassen, sind die zentrale Grenzschicht und die beiden Pole noch mehr oder weniger stark spezifisch gefärbt und gehen ohne nachweisbare Grenzen in die ähnlich lokalisierten und ähnlich gefärbten Blätter über. Diese letzteren gehen ihrerseits wie die Grundmembranen in die kortikale membranöse Schicht der Säulchen über, und entsprechend diesen Insertionsstellen der Blätter an den Säulchen empfangen auch in erster Linie die Säulchen die färbbare Materie aus den Q-Körnern. In recht deutlicher Weise

kann man die Bedeutung der genannten Blätter als Wege stofflicher Transporte aus den Q-Körnern in die Säulchen bei den Flügelmuskelfasern von Myrmeleon erkennen. Wie die Textfig. 5 genau wiedergibt, wird man nämlich bei dem Übergang dieser Fasern aus dem Stadium 1 in das Stadium 2 gewahr, dass die Q-Körner blätterförmige Fortsätze ihrer färbbaren Materie aussenden, die genau den genannten interkolumnären Sarkoplasmablättern folgen, um in die Säulchen überzugehen. Bilder ähnlicher Art sind ja ausserdem geeignet, zwingende Belege zu sein für die Richtigkeit der Auffassung, dass die Q-Körner tatsächlich ihre färbbare Materie den Säulchen überliefern. Indessen lehren die bezüglichen mikroskopischen Bilder nicht nur, dass diese Membranen für den Transport färbbarer Materie aus den Q-Körnern zu den Querscheiben von Bedeutung sein dürften, sondern dass sie auch wahrscheinlicherweise den Übergang der färbbaren interkolumnären Materie in die Q-Körner bei dem Stadium 4 vermitteln. Man kann nämlich hin und wieder bei dem genannten Stadium vor allem aber nach Kochsalzbehandlung, diese fraglichen Membranen (die Heidenhainschen und Cajalschen) ähnlich gefärbt erhalten wie die interkolumnäre Materie und gleichzeitig auch ein direktes Überfliessen dieser Materie in die Membranen beobachten (vgl. die Mikrophotogr. 23, Taf. X [unten]). — Die nodös verdickten Insertionsstellen der genannten Membranen entsprechen sicherlich den Arnoldschen Myokonten. Eine granuläre Zusammensetzung der Säulchen selbst kann ich aber meinerseits nicht anerkennen. — Die transversellen Membranbildungen der fraglichen Muskelfasern (die Grundmembranen, die Heidenhainschen und die Cajalschen Membranen) dienen also meiner Erfahrung nach als Leiter stofflicher Transporte und könnten von diesem Gesichtspunkte aus als Plasmophoren bezeichnet werden. Die Grundmembranen funktionieren bei der Kontraktion (Stadium 3) als Wege stofflicher Importe von aussen her in die Fasern hinein, die übrigen Quermembranen in den Stadien 4 und 2 für das

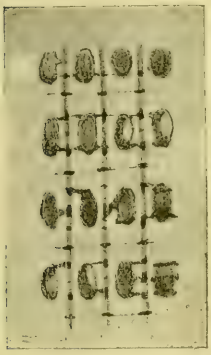


Fig. 5.

Überfliessen ähnlicher Materie in die Q-Körner bezw. aus diesen in die Säulchen.

Sicherlich ist man nicht berechtigt, diese Membranbildungen als festere Differenzierungen des Muskelfaserplasma anzusehen. Ihre tinktoriellen Eigenschaften und vor allem ihr Verhalten zu den Säulchen und den Körnern müssen darauf hindeuten, dass ihre Konstitution ausserordentlich weich, halbflüssig sein muss. Soweit man aus dem konservierten Materiale etwas schliessen kann, dürfte die Grundmembran von beständigerer und vielleicht auch von mehr massiver Zusammensetzung sein als die übrigen hier erwähnten Membranbildungen, die bald nachweisbar, bald wieder spurlos verschwunden sind, ohne dass man diesen Metabolismus auf verschieden gute Fixierung zurückführen könnte. Die unregelmässige Verteilung der Q-Körner bei Netzflüglern in Lethargie (s. oben) muss ausserdem voraussetzen, dass die Membranen nicht besonders fest sein können; und die ausgiebige Verschiebung der Säulchen und der Körner bei den Flügelmuskelfasern der Hymenopteren etc., wovon unten gesprochen wird, in verschiedenen funktionellen Stadien kann auf eine festere Zusammensetzung der Quermembranen, der Plasmophoren, sicher nicht hinweisen. Ihre Bedeutung kann also auch nicht in mechanischen Verhältnissen gesucht werden, sondern sie müssen wohl zunächst, auch auf Grund ihrer durchlässigen, selbst hin und wieder transitorischen Natur, den stofflichen Prozeduren in einer oder der anderen Richtung dienen. — Die membranartigen Oberflächenschichten der Säulchen, in die die Plasmophoren direkt übergehen, mögen ähnlicher Natur sein. Meines Erachtens haben auch die Sarkolemmata, in die wenigstens die Grundmembranen direkt übergehen, ähnliche Zusammensetzung und physiologische Bedeutung. Wenigstens bei gewissen Skelettmuskelfasern der Säuger ist nämlich eine entsprechende metabolische Natur dem Sarkolemma eigen.

Es liegt nun sehr nahe, sich die Frage vorzulegen, in welcher Beziehung die Trophospongien zu den Plasmophoren stehen. Sind sie mit denselben identisch oder nicht? Leider bin ich noch nicht imstande, diese Frage endgültig zu beantworten. Jedoch möchte ich bis auf weiteres die Meinung hegen, dass sie mit denselben nicht durchaus zusammenfallen, wohl aber als besondere, und zwar als „katalytisch“ wirkende

Spezialisierungen exogener Natur dieselben durchlaufen können. Bei den Flügelmuskelfasern der Netzflügler haben sie ihre Lage mit den Cajalschen Membranen gemeinsam, bei den Herzmuskelfasern der Säuger dagegen mit den Grundmembranen, bei den Flügelmuskelfasern der Hymenopteren mit den Mittelmembranen.

Endlich möchte ich bei meiner Schilderung der fraglichen Flügelmuskelfasern auf sehr kleine Körner hinweisen, die sich durch Osmium schwärzen lassen. Mitunter und zwar bei ungewöhnlich grosser Menge derselben kann man sie ziemlich regellos zwischen den Säulchen verteilt finden. Im allgemeinen scheinen sie jedoch die Tendenz zu haben, sich den Grundmembranen anzulagern. In der Tat habe ich schon oben auf dieselben Körnchen die Aufmerksamkeit gelenkt, indem ich nachwies, dass bei Erschöpfungen der Q-Körner osmiumgefärbte Körnchen zwischen den Säulchen auftreten und zwar in der Höhe der Grundmembranen, die durch breitere oder schmälere Stiele sich direkt mit den polaren Enden der Q-Körner vereinigen. Dies Verhalten sei zunächst so gedeutet, dass die Q-Körner in Erschöpfungsstadien an ihren polaren Teilen fettartige Körnchen abschnüren, die noch einige Zeit durch Stiele mit den Körnern zusammenhängen. Die freien Fettkörnchen können oft miteinander zu grösseren Körnern konfluieren, wobei sie sich aus den Grundmembranen emporheben und auch losmachen. Dass diese fettartigen Körner aus den Q-Körnern herzuleiten sind, halte ich demnach für sicher. Sie stellen meiner Erfahrung nach sekundäre Stoffwechselprodukte der Q-Körner dar, bilden aber nicht fettig metamorphosierte ganze Q-Körner. Die Deutung dieser Fettkörnchen in diesem Sinne scheint mir durch die Tatsache gestützt zu werden, dass sie besonders bei sehr angestrengten Tieren auftreten. Bekanntlich hält man allgemein nach Kölliker u. a. die fettartigen „interstitiellen“ Körnchen der Muskelfasern für umgewandelte Sarkosomen. Bei frischen tätigen Muskelfasern muss ich eine solche Abstammung der Fettkörnchen in Abrede stellen; gebe jedoch gern zu, dass z. B. bei überwinternden Coleopteren ganze Q-Körner fettig metamorphosiert werden können.

Den beschriebenen Stadien möchte ich nun auf Grund der oben auseinandergesetzten Tatsachen und Gesichtspunkte folgende spezielle Bezeichnungen geben:

1. Aktivitäts- oder Kontraktionsstadium (Stadium 3).
2. Regenerationsstadium (Stadium 4),
3. Postregenerationsstadium (Stadium 1) und
4. Fakultatives Stadium (Stadium 2).

Es könnte vielleicht dem einen oder anderen merkwürdig erscheinen, dass die Muskelfasern so zahlreiche und so komplizierte stoffliche Umsetzungen durchlaufen können, während die Muskeltätigkeit bei der Flügelbewegung so schnell vor sich geht. Man kann aber einen Befund erheben, der dieses scheinbar widerspruchsvolle Verhalten leicht erklärt. Man kann sich nämlich leicht davon überzeugen, dass bei der Tätigkeit der fraglichen Muskeln die einzelnen Muskelfasern eines und desselben Muskelfaszikels oder Muskelbündels nicht gleichzeitig tätig sind. Während gewisse Fasern in Kontraktion sich befinden, sind andere desselben Faszikels in Vorbereitung zu einer nachfolgenden Aktivität. Durch diese Tatsache wird es uns möglich, einzusehen, wie die fraglichen Flügelmuskeln und auch wie das Myokardium der höheren Tiere ununterbrochen arbeiten können, ohne allzu schnell oder bezw. überhaupt ermüdet zu werden. — Wenn man vollständige Querschnitte durch den ganzen Thorax eines Netzflüglers macht, der nicht zu etwaigen Experimenten benutzt worden ist, sondern den man unmittelbar nach dem Einfangen und bei reger Bewegung der Flügel fixiert hat, so kann man sich leicht und sicher darüber orientieren, in welchen Stadien die verschiedenen Muskelfasern sämtlicher Muskelfaszikeln bei der momentanen Fixierung der Tiere sich befanden. Ich habe bei solchen wiederholt vorgenommenen Untersuchungen als konstant gefunden, dass bei der Tätigkeit gleichzeitig mit der in der Längsrichtung der Muskelfasern vor sich gehenden Wellenbewegung des Kontraktionsvorganges eine transverselle Bewegung der stofflichen Umsetzungen durch denselben Faszikel fortschreitet. So ist es z. B. sehr gewöhnlich zu finden, dass innerhalb eines und desselben Faszikels das oberflächlichste Lager der Muskelfasern

durchaus in dem Postregenerationsstadium sich befindet, während die zunächst tiefer oder mehr zentral liegenden Fasern Übergänge zeigen zwischen diesem Stadium und dem fakultativen Stadium oder dem letzteren schon angehören. Ein anderes Mal findet man die oberflächlichste Schicht durchaus aus Fasern bestehend, die sich in dem Regenerationsstadium befinden, während die zunächst tiefer gelegenen im Kontraktionsstadium sind u. s. f. Eine Angabe darüber, dass nicht sämtliche Muskelfasern eines und desselben Muskels gleiche funktionelle Stadien aufweisen, habe ich bei Camillo Schneider gefunden (p. 60, Histolog. Praktikum der Tiere, 1908): „Erwähnt sei noch, dass oft in einem Muskel die verschiedenen Fasern nicht gleiche Kontraktionsstadien aufweisen."

2. Hymenopteren (Bombus).

Es muss natürlich in dem vorliegenden Zusammenhange von grösstem Interesse sein, zu erfahren, wie sich die Flügelmuskelfasern verhalten bei einer Insektenform, die ihre Flügel weit schneller bewegt, als die Netzflügler, — ob man bei einem solchen Tiere prinzipiell dieselben Phasen stofflicher Umsetzungen wiederfinden kann, oder ob hier andere Verhältnisse obwalten. Die Hummeln bewegen ihre Flügel über zehn Mal schneller als die Netzflügler, oder mit zirka 300 Schlägen pro Sekunde, während die letztgenannten Tiere — wie schon oben hervorgehoben — nur 29 Schläge in derselben Zeit machen. — Ich kann gleich erwähnen, dass, trotzdem die Hummeln ihre Flügel so ausserordentlich schnell bewegen, doch bezüglich der stofflichen Umsetzungen der Q-Körner völlig entsprechende Phasen nachgewiesen werden können, die im grossen ganzen denselben Parallelismus mit den stofflichen Veränderungen der Säulchen zeigen.

Ich habe schon in einer früheren Arbeit[1]) eine ziemlich genaue Schilderung der Säulchen und der Sarkosomen der Flügelmuskelfasern von Bombus geliefert. Bei der Deutung der mikroskopischen Bilder, soweit sie vorher bekannt waren, folgte ich — da die so instruktiven Verhältnisse bei den Netzflüglern mir noch unbekannt waren — den Anschauungen, die bis dahin von allen bewährten Bearbeitern desselben Themas ausgesprochen

[1]) l. c. Arch. f. mikr. Anat.

worden sind. Gegenwärtig sehe ich aber dieselben Strukturen mit anderen Augen an; und ich bin davon völlig überzeugt, dass meine gegenwärtige Auffassung der Wahrheit viel näher kommt. Es würde indessen nur die Breite meiner Darstellung unnötigerweise vergrössern, wenn ich einleitungsweise meine schon früher gelieferte Darstellung desselben Gegenstandes referieren sollte. Ich gehe deshalb zu meinen letztgewonnenen Resultaten gleich über.

Die Flügelmuskelfasern der Hummeln, wie der Hymenopteren überhaupt, gehören den von Kölliker oder von Siebold als „fibrilläre" Fasern bezeichneten Muskelfasern an. Sie stellen sehr grosse Fasern dar, deren Säulchen nicht wie diejenigen der Netzflügler blattförmig, sondern rundlich und von einer auffallenden Dicke sind. Regelmässig lässt sich an diesen Säulchen keine fibrilläre Zusammensetzung nachweisen. Nur an einem abweichenden Typus dieser Muskelfasern kann man, wie unten gezeigt wird, bei Längsschnitten eine Zweiteilung der Säulchen beobachten. Die Säulchen sind diffus verteilt innerhalb des ganzen Querschnittes der Faser. Hier und dort zeigen jedoch die Säulchen eine mehr oder weniger ausgesprochene radiäre Anordnung. Es kann also bei diesen Muskelfasern bei weitem nicht mit derselben Deutlichkeit eine Zergliederung des Inhaltes der Fasern in Exo- und Endoplasma durchgeführt werden, wie bei den Netzflüglern. Jedoch wird man sarkoplasmatische Septen gewahr, die die Fasern mehr oder weniger deutlich in Bündelchen von Säulchen teilen. Diese Septen, die reich an grösseren oder kleineren Körnerbildungen oder Schollen sind, enthalten in Längsreihen angeordnete Muskelkerne und gröbere — mitunter mit Spiralfäden versehene — Zweige der binnenzelligen Tracheen (vgl. meine Abhandlung l. c.). Die Säulchenbündelchen, welche die Trophospongiennetze, d. h. die terminalen protoplasmatischen soliden Trachealnetze, enthalten, sind auch mit körnigen Einschlüssen versehen, die zwischen die Säulchen eingeschoben liegen. Diese Körner sind gegenwärtig sicher nicht tinktoriell von den Körnern der sarkoplasmatischen Septen zu unterscheiden, wie ja auch bei den Netzflüglern ein Parallelismus in der Färbbarkeit der Endo- und Exoplasmakörner auffallend ist. Die Befunde, die ich gleich unten vorlegen werde, stellen aber ausser jeden Zweifel, dass wenigstens der grösste Teil der interkolumnären

Körner wahre Q-Körner, also exoplasmatische Körner sind, während die Körner der Sarkoplasmasepten zunächst mit den Endoplasmakörnern der Netzflügler gleichzustellen sind. Wenn auch also die fraglichen Muskelfasern bei weitem nicht mit derselben Deutlichkeit eine Gliederung des Inhaltes in Exo- und Endoplasma aufweisen, so muss doch eine solche Teilung in der Tat vorhanden sein. Das Endoplasma ist nicht zu einer zentralen Säule in den Fasern vereinigt, sondern ist statt dessen in der Form körniger und kernführender Septen zwischen den einzelnen Gliedern des Exoplasma vorhanden.

Wie oben angedeutet, kann man prinzipiell dieselben Phasen stofflicher Umsetzungen bei den fraglichen Muskelfasern beobachten, wie bei denen der Netzflügler. Jedoch sind einige Modifikationen hervorzuheben, die sicherlich durch das unvergleichlich schnellere Spiel der stofflichen Veränderungen bedingt sind.

Während ich im Verlauf des Studiums der quergestreiften Muskelfasern verschiedener Tiere den hohen Wert, den die Bendasche Mitochondrienmethode für ähnliche Studien hat, immer mehr schätzen gelernt habe, bin ich gleichzeitig von der Eisenalaunhämatoxylinmethode immer mehr abgekommen. Jedoch habe ich selbstverständlich nicht versäumt, vergleichende Untersuchungen mit der im allgemeinen so unvergleichlich bedeutsamen Heidenhainschen Färbung auch bei den Hymenopteren vorzunehmen. Die Krystallviolettbilder sind aber u. a. in der Hinsicht den Hämatoxylinbildern überlegen, dass die Fehlerquelle, die in der ungleich weit getriebenen Extraktion der Lackfarbe bei der Beurteilung der Bilder liegen kann, bei der Bendaschen Methode fast ausgeschlossen ist. Die Färbbarkeit kann bei der Hämatoxylinmethode unter Umständen von der Dichtigkeit der Gewebsteile abhängig sein, was bei der Bendaschen Methode kaum zutrifft. Desgleichen ist die Schärfe der mikroskopischen Bilder der Muskelfasern nach der Bendaschen Behandlung nicht unwesentlich grösser als nach Eisenhämatoxylinfärbung. Meiner Schilderung der Flügelmuskelfasern von Bombus wie auch der Muskelfasern der folgenden Tierordnungen habe ich infolgedessen hauptsächlich durch Bendas Methode behandelte Präparate zugrunde gelegt.

Kontraktionsstadium (und Regenerationsstadium). Wenn auch die Kontraktions- und Regenerationsstadien der Netz-

flügler in vielfacher Hinsicht ihre besonderen Merkmale zeigen, so gehen sie doch innig ineinander über, wie sie ja auch eigentlich zwei Perioden einer und derselben physiologischen Phase der Muskelfasern repräsentieren. Bei den Flügelmuskelfasern der Hummeln habe ich indessen diese beiden Perioden überhaupt nicht auseinander halten können, sondern sie scheinen so innig oder so schnell miteinander verschmolzen, dass sie an dem Untersuchungsmateriale eine einzige morphologisch wohl definierbare Phase bilden. — Die Muskelfasern sehen in diesem doppelten Stadium viel dichter aus, als in den übrigen Phasen. Die Säulchen liegen nämlich vergleichsweise sehr dicht aneinander, und die interkolumnären Interstitien sind, von sehr feinen quergestellten hellen Spalten abgesehen, völlig durch eine sehr stark und spezifisch färbbare Materie ausgefüllt. Die dicken Säulchen (Mikrophotogr. 24 u. 25, Taf. X) zeigen sehr niedrige Muskelfächer, voneinander durch gefärbte Zwischenscheiben geschieden, an die sich ähnlich gefärbte Grundmembranen nur seltener anschliessen. „Kontraktionsstreifen" sind also nur ausnahmsweise zu sehen, was wohl auch in der unvergleichlich grossen Schnelligkeit der Flügelbewegung zunächst seine natürliche Erklärung finden kann. Durch Bendas Methode färben sich die Säulchen rötlich, die Zwischenscheiben violett. Durch helle quergestellte Streifen, die übrigens ausserordentlich regelmässig angeordnet sind, indem sie genau der Mitte der Querscheiben (Q) entsprechen, wird, wie gesagt, die interkolumnäre Materie, die sich durch Bendas Methode sehr tief violett färben lässt, in quergestellte Bänder zerlegt. Bei dem Querschnitte entsprechender Muskelfasern werden die interkolumnären Räume vollständig durch die genannte Materie ausgefüllt. Die bei Längsschnitten als Querbänder hervortretenden Segmente der interkolumnären Materie stellen also in der Tat eine Art durchlöcherter Scheiben dar, die aufeinander gereiht sind, und durch welche die Säulchen hindurchtreten. Jede solche Scheibe ist indessen doppelt, indem sie in horizontaler Richtung durch eine sehr feine Spalte gespalten ist, die der Zwischenscheibe entspricht. Diese feinen Spalten sind wahrscheinlich durch Grundmembranen bedingt. Die quergestellten breiteren Spalten zwischen den einzelnen Doppelscheiben, die in der Höhe der Querscheiben-Mitte der Säulchen auftreten, stellen ein genaues Negativ der Trophospongiennetze dar (s. meine Arbeit l. c.). Wenn man nun

die interkolumnären violett gefärbten Querbänder näher untersucht, findet man, dass man an denselben zwei verschiedene Abteilungen unterscheiden kann, nämlich stärker gefärbte granuläre, korpuskuläre Gebilde, die ungefähr von derselben Grösse sind und in eine etwas heller aussehende (weil dünnere) diffus verbreitete Materie eingebettet liegen. Bei dem Querschnitte lässt sich deutlich eine völlig entsprechende Gliederung erkennen. Bei den Längsschnitten findet man die Körner typisch orientiert zu den Säulchen, indem sie paarweise auftreten und zwar so, dass je ein Korn dicht an jeder Seite der Grundmembranen liegt. Wo Septa zwischen Faszikeln von Säulchen vorkommen, sind grössere und kleinere Körner in mehr unregelmässiger Verteilung vorhanden. Sie gehen jedoch direkt in die genannten interkolumnären Querbänder über. Diese letzteren entsprechen in augenscheinlicher Weise den „geflügelten Körnern", die Kölliker, Cajal u. a. schon früher beschrieben haben. Die interkolumnären exoplasmatischen Körner, die, wie wir unten erfahren werden, typische Q-Körner darstellen, sind aber meines Erachtens im vorliegenden Stadium eigentlich nicht mit „Flügeln" versehen, denn die „Flügel" gehen nicht aus den Körnern hervor, sondern stellen vielmehr eine diffus verbreitete interkolumnäre Substanz dar, in die die Q-Körner eingebettet liegen. Die Übereinstimmung des vorliegenden Stadiums mit den Kontraktions- und besonders den Regenerationsstadien bei den Netzflüglern scheint mir so auffallend zu sein, dass ich mich für berechtigt halte, einen entsprechenden stofflichen Verlauf als Grund des mikroskopischen Bildes anzunehmen.

Postregenerationsstadium. Bei Flügelmuskelfasern des oben geschilderten Stadiums kann man oft eine Modifikation desselben beobachten, die successive und in systematischer Weise in die von mir als Postregenerationsstadium bezeichnete Phase übergeht. Diese vermittelnde Modifikation (Mikrophotogr. 26, Taf. X) betrifft nicht in ausgiebigerer Weise die Säulchen, sondern in erster Linie die Q-Körner und die interkolumnäre diffuse Materie. Die „Flügel" der Körner verschwinden in demselben Maße, wie die Körner selbst in ihrer Grösse zunehmen. Die Körner bewahren jedoch ihre typische Orientierung zu den Säulchen, indem sie paarweise auftreten mit je einem Korn an jeder Seite der Zwischenscheibe. Gleichzeitig mit der zunehmenden Grösse der Q-Körner werden die Säulchen immer mehr voneinander entfernt. Die eintretenden Ver-

änderungen im Aussehen der Muskelfasern leiten, wie gesagt, in das Postregenerationsstadium über (Mikrophotogr. 27, Taf. X). Anstatt der violett gefärbten Querbänder mit kleinen Q-Körnern des vorigen Stadiums treten intensiv violett gefärbte diskrete und grosse Q-Körner hervor, die ihre ursprüngliche Lage beibehalten. Die Säulchen sind deutlich schmäler als bei der Kontraktion, und die Muskelfächer auch deutlich höher. Die Färbung der Säulchen in der Höhe der Zwischenscheiben ist wesentlich schwächer als vorher: die Säulchen sind übrigens durch Bendas Methode schwach rötlich gefärbt. Das Aussehen und die Entwicklung dieses Stadiums stimmen mit dem Postregenerationsstadium der Muskelfasern bei den Netzflüglern überein; und so halte ich mich für berechtigt, die vorliegende Phase in ähnlicher Weise zu bezeichnen. Obwohl die Querscheiben der Säulchen nicht spezifisch gefärbt sind und obwohl sie auch nicht überall so besonders dünn sind, indem sie niemals so dünn angetroffen werden wie bei dem fakultativen Stadium, so berechtigt doch das mikroskopische Bild nicht zu der Annahme einer Kontraktion, weil die Muskelfächer höher und die Säulchen auch deutlich dünner sind als bei der letztgenannten Phase. Mögen wir uns auch daran erinnern, dass bei den Netzflüglern das Regenerations- und Postregenerationsstadium ineinander übergehen. Bei den Netzflüglern bewegen sich die Flügel nur mit 29 Schlägen pro Sekunde, bei den Hummeln aber mehr als zehnmal schneller. Es erscheint wenigstens mir sehr natürlich, dass ein Stadium der stofflichen Umsetzungen, das zwischen Kontraktion und fakultativem Stadium liegt und welches bei den Netzflüglern eine völlige Ruhe sein kann, bei den Hummeln nur ein fortschreitendes Herabsinken der Kontraktion zu einer fakultativen Phase bezeichnen kann. Was das fragliche Stadium von demjenigen der Netzflügler unterscheidet, ist also, dass während die Säulchen bei den letzteren fast dünner sind als bei dem fakultativen Stadium (Extension der Autoren), sie bei den Hummeln einen zwischenliegenden Zustand zeigen zwischen Kontraktion und letztgenannter Phase.

Bezeichnet das postregenerative Stadium mit seinen diskreten, intensiv spezifisch gefärbten Q-Körnern und ungefärbten Querscheiben bei den Netzflüglern ausserdem ein Vorstadium zu dem fakultativen, so ist dieses Verhalten auch hinsichtlich der Flügelmuskelfasern der Hummeln geltend.

Fakultatives Stadium. Von dem Aussehen der Säulchen (Fibrillen nach Kölliker) der „fibrillären Muskelfasern“ sagt Kölliker[1]): „Bezüglich des feineren Baues erscheinen die Fibrillen . . . . . bald fast ohne Querstreifen und sehr blass, bald mit verschiedener Deutlichkeit quergestreift. Jetzt kann ich beifügen, dass sehr häufig auch Fasern vorkommen, die bei den stärksten Vergrösserungen keine Querstreifen zeigen“. Ich halte es für nicht unwahrscheinlich, dass die Säulchen, die Kölliker in solcher Weise aufgefasst hat, in der Tat — wenigstens teilweise — dem postregenerativen Stadium angehörten. Kölliker sagt weiter: „Die quergestreiften Fibrillen sind sehr mannigfach gegliedert. Am häufigsten findet sich nach Rollets Nomenklatur bezeichnet: 1. ein dunkles kurzes Z und ein helleres langes Q, dann 2. ein dunkles kurzes Z, ein langes J, ein schmaleres dunkleres Q, ein langes J und Z. Häufig ist 3. kurzes Z, längeres helles J, langes dunkles Q, J und Z. Endlich fand ich auch 4. die ebengenannte Querstreifung mit einem schmalen hellen h“. Im Anschluss zu dieser Darstellung habe ich bei einer meiner früheren Arbeiten (l. c.) als Extension ein Stadium bezeichnet, bei dem ein ziemlich breites Qh und ein breites J hervortritt. Im Anschluss an die Cajalschen Befunde habe ich auch bemerkt, dass Q an jeder Seite des Qh nicht selten in zwei gleich dicke Segmente gespalten sein kann; Z ist sehr deutlich. Desgleichen habe ich auf ein „Zwischenstadium zwischen Extension und Kontraktion“ die Aufmerksamkeit gelenkt, bei dem ein breites Qh zu sehen ist, aber ausserdem Q sich bis an Z ausgebreitet hat. Ich hatte ganze Muskelfaserfelder durch dieses Stadium okkupiert gefunden. Es könnte vielleicht möglich sein, dass dieses Stadium mit dem von Kölliker als Typus I bezeichneten identisch oder wenigstens verwandt sein könnte. Gegenwärtig bin ich jedoch bezüglich der Deutung der verschiedenen Formen der Extension zu anderen Schlüssen gelangt und muss in dem ebengenannten „Zwischenstadium“ das vollendete fakultative Stadium sehen, während die anderen Typen der Extension nur „unreife“ Zustände desselben Stadiums sein dürften. — Für das fakultative Stadium ist sehr charakteristisch — was ich übrigens schon in meiner früheren Arbeit (l. c.) bemerkt habe — dass die Säulchen vergleichsweise sehr locker liegen und nicht einmal völlig geradlinig sind (Mikro-

[1]) l. c. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1888.

photogr. 28, Taf. X). Zwischen den Säulchen treten ausser den Q-Körnern weite Spatien von ungefärbtem, nicht koaguliertem Inhalte auf. Die Säulchen sind deutlich dünner und die Muskelfächer höher als in den vorigen Stadien und färben sich in etwas ungleicher Ausdehnung durch Bendas Färbung tief violett. Man erhält nämlich eine sehr intensiv gefärbte und sehr breite Zwischenscheibe (von der einen Seite zu der anderen der Säulchen reichend [bei 1]) und Q als intensiv violett gefärbte breitere oder schmälere Querstreifen, die auffallend nahe der Zwischenscheibe liegen, von derselben durch einen sehr schmalen J-Streifen geschieden. Zwischen den beiden Querstreifen der einzelnen Querscheibe ist ein breites Qh, ein Hensenscher Streifen, vorhanden (bei 2), der bei maximaler Färbung der Querscheibe weit deutlicher hervortritt als die J-Streifen. Die genannten Querstreifen der Querscheiben können bei Säulchen einer und derselben Muskelfaser sehr verschieden breit sein. Mitunter sind sie ausserordentlich fein, nur angedeutet und dann nicht selten von sichelförmiger Gestalt; an anderen und zwar oft naheliegenden Stellen sind sie breiter. An anderen Muskelfasern sehen sie entweder so aus wie in letztgenanntem Falle, oder und in der Regel in grosser Ausdehnung innerhalb derselben Faser sind die tief violett gefärbten Segmente der Querscheiben so verbreitert, dass von J nur ein ausserordentlich feiner, oft fast kaum sichtbarer Streifen zurückgeblieben ist, der sich zwischen Q und Z hineinschiebt. Der Hensensche Streifen behält seine relativ grosse Breite. Infolge der so starken Ausdehnung des gefärbten Q auf Kosten des Streifen J bekommen die Säulchen ein sehr eigenartiges Aussehen. Dieses Stadium entspricht der von mir früher als ein „Zwischenstadium" bezeichneten Phase.

Wenn man nur die durch Bendas Färbung tief violett tingierten Teile der Säulchen betrachtet, so wird man leicht zu der Ansicht geführt, dass die stark gefärbten Zwischenscheiben so breit wären, dass sie den peripheren Rand der Säulchen recht bedeutend überragen. Das ist jedoch in der Tat nicht der Fall. Wenn man nämlich die Säulchen auf Längsschnitten genauer untersucht, so findet man, dass die ganzen Säulchen von einer membranartigen Randschicht ausgekleidet sind, die in der Höhe der Querscheiben nicht die spezifische tief violette Färbung annimmt, sondern blassrot ist. In der Höhe der Zwischen-

scheiben dagegen erstreckt sich dieselbe Färbung durch diese Randschicht bis an die freie Oberfläche der Säulchen. Dass die Säulchen durch eine membranöse Schicht abgegrenzt sind, davon kann man sich weiter sehr sicher an Querschnitten überzeugen. Desgleichen gelingt es leicht an Osmium-Bichromat-Materiale durch Doppelfärbung mit Eosin-Lichtgrün tinktoriell die zentralen Teile der Säulchen von der Randschicht abzugrenzen. Die Randschicht färbt sich nämlich hierbei durch Eosin, während die zentralen Teile durch Lichtgrün gefärbt werden. Bekanntlich hat der hervorragende Muskelforscher Fr. Merkel ähnliche membranartige Ergänzungen der Muskelfasern schon vor langer Zeit (1872) nachgewiesen.[1]) Er schreibt u. a. betreffend dieses Gegenstandes: „Die Versuche mit Essigsäure beweisen nun, dass die Fibrillen des Thorax (Flügelmuskelfasern der Insekten) von einer festschliessenden Membran umgeben sind, die durch die Quellung zeigt, dass sie bis zu einem gewissen Grade widerstandsfähig ist. Dann ergibt sich aus den Einziehungen am Anheftungspunkt der Quermembranen (Zwischenscheiben), dass diese mit der Seitenmembran aufs innigste verbunden sind.“ Auf diese innige Beziehung der Zwischenscheiben mit den genannten Membranen scheinen auch meine oben referierten Resultate bei Färbung durch Bendas Methode hinzudeuten, indem die gefärbten Zwischenscheiben sich in diese Membranen seitlich fortsetzen, während die gefärbten Querscheiben innerhalb der Membranen liegen. Ich möchte glauben, dass diese seitlichen membranösen Abgrenzungen der Säulchen, in die die Grundmembranen, die Mittelmembranen und die Cajalschen Membranen (inwieweit sie vorhanden sind) direkt überzugehen scheinen, wie diese Membranen eine grosse Bedeutung für die Stoffwechselprozesse der Säulchen haben müssen. — (Bekanntlich sind die seitlichen Membranen der Säulchen auch von mehreren anderen Autoren nachgewiesen worden. So von Schäfer 1873, Krause 1873, Van Gehuchten 1888, Rutherford 1890, 1897. Die Mehrzahl der Morphologen stellt jedoch diese Membranen in Abrede: Engelmann, Kölliker, Wagener, Cajal, Retzius, Heidenhain u. a.). — Während noch die Querscheiben als spezifisch gefärbte Gebiete der Säulchen — als dünne Scheiben hervortreten und die isotropen Streifen vergleichsweise hoch sind, zeigen die meisten

[1]) Der quergestreifte Muskel. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 8, 1872.

umgebenden Körner, die wie die Säulchen viel lockerer liegen als in den vorigen Stadien, eine intensive Violettfärbung. Nur gewisse derselben sehen abgeblasst (grau) aus. Wenn aber die Querscheiben die violette Farbe am reichlichsten angenommen haben (Mikrophot. 28), wobei die isotropen Streifen zu minimalen hellen Streifen reduziert worden sind, dann sehen auch die umgebenden Körnerbildungen in grösster Ausdehnung abgeblasst aus. Von der Kenntnis der reciprochen Verhältnisse der Q-Körner und der Querscheiben bei den Netzflüglern (einschliesslich Myrmeleon) ausgehend, mag man sich wohl gern der Meinung hingeben, dass wie bei den Netzflüglern auch bei den Flügelmuskelfasern der Hummeln ein direktes Übertreten der färbbaren Materie der Q-Körner zu den Querscheiben zustande kommen sollte. Diese Auffassung wird weiter dadurch begründet, dass die Q-Körner der letztgenannten Muskelfasern auch bei dem vorliegenden Stadium gern ihre typische Orientierung zu den Säulchen beibehalten und zwar mit je einem oder mehreren Körnern an der Peripherie der Säulchen, den Stellen der Querscheiben entsprechend, wo die spezifische Färbung der Querscheiben sich zu zeigen anfängt. Ein objektiver Beweis für die Richtigkeit der Auffassung, dass bei den vorliegenden Muskelfasern die Färbbarkeit der Querscheiben tatsächlich durch das Übertreten färbbarer Materie aus den Q-Körnern bedingt wird, wird indessen beigebracht durch den direkten Nachweis eines solchen Überfliessens färbbarer Materie aus den Q-Körnern in die zunächst befindlichen Querscheiben (Mikrophotogr. 29, Taf. X, bei ×). Man findet nämlich, wie die Q-Körner Fortsätze aussenden, die in die Querscheiben direkt überfliessen und zwar am häufigsten in der Umgebung der Zwischenscheiben (möglicherweise durch die Cajalschen Plasmophoren). — Infolge der oben referierten Befunde scheint es mir völlig sicher zu sein, dass das vollendete fakultative Stadium durch die Phase repräsentiert wird, in der die stark gefärbten Querscheiben fast bis an die ebenfalls stark gefärbten Zwischenscheiben heranreichen, und die meisten Q-Körner blass gefärbt sind.

Die Frage liegt nun sehr nahe: stellen sämtliche Körner, die zwischen den Säulchen auftreten, Q-Körner dar, oder sind gewisse derselben endoplasmatischer Art? Diese Frage kann ich gegenwärtig nicht sicher beantworten. Wie die Mikrophoto-

graphie 28 zeigt, sind im fakultativem Stadium, wenn auch die meisten, so doch nicht alle Körner blass gefärbt. Diese blassen Körner könnten entweder Q-Körner oder auch abgeblasste Endoplasmakörner sein, und die noch gefärbten Körner könnten auch einer der beiden Kategorien angehören. Die blassen Körner, die längs der Säulchen aufgereiht sind, dürften wohl in erster Linie Q-Körner sein, weil sie ihre färbbare Materie den Querscheiben augenscheinlich überliefern. Die sichere Beantwortung der genannten Frage wird teils dadurch erschwert, dass Endoplasma- und Exoplasmakörner gegenwärtig tinktoriell nicht auseinander zu halten sind, teils auch infolge der auffallend grossen Beweglichkeit sämtlicher interkolumärer Körner, die für die fakultative Phase charakteristisch ist. Natürlich ist der Nachweis spezieller Membranen der Körner nicht für die fragliche Unterscheidung ausreichend, weil diese Membranen nur an völlig abgeblassten, bläschenförmig umgestalteten Q-Körnern zur Ansicht kommen.

Wenn wir einen Rückblick auf die oben geschilderten Phasen stofflicher Umsetzungen der fraglichen Muskelfasern werfen, so tritt sogleich sowohl der in vielfacher Hinsicht eigene Bau der Säulchen hervor, als auch andererseits der unwiderlegliche Parallelismus der genannten Umsetzungen mit denjenigen bei den Netzflüglern. Die Muskelfächer sind bedeutend niedriger als bei den Netzflüglern und die isotropen Streifen auch noch weit schwächer entwickelt, ja bei dem vollständigen fakultativen Zustande sind sie zu minimalen Dimensionen reduziert. Sicherlich ist die enorm schnelle Beweglichkeit der Flügel teilweise in diesem eigenartigen Baue begründet. Die stofflichen Umsetzungen zeigen nichtsdestoweniger einen prinzipiell übereinstimmenden Verlauf mit dem bei den Netzflüglern beobachteten. Die geringfügigen Abweichungen, nämlich das Ausfallen der ersten Periode der Kontraktion als eine besondere Phase und die vergleichsweise grössere Dicke der Säulchen bei dem postregenerativen Stadium können ohne Bedenklichkeit auf die Rechnung der unvergleichlich schnelleren Flügelbewegung der Hummeln zurückgeführt werden. Prinzipiell lässt sich derselbe Cyklus substanzieller Transformationen bei den Flügelmuskelfasern der Hummeln wie bei denen der Netzflügler nachweisen,

trotzdem die Frequenz der Flügelschläge so ausserordentlich verschieden ist: die regenerativen Zustände gehören den Kontraktionsphasen an und die Lieferung der färbbaren Materie von den Q-Körnern für die Querscheiben kommt in typischer Weise aus „flügel"losen, völlig diskreten und am intensivsten gefärbten Körnern dieser Art zustande.

Bekanntlich hat Merkel in seiner grundlegenden Arbeit über die quergestreiften Muskelfasern[1]) von einem homogenen Zwischenstadium zwischen Kontraktion und Extension gesprochen. Er sagt u. a.: „Isoliert man nun kleine Teile solcher Fasern (d.h. Muskelfasern der Krebsscheren, lebend in abs. Alk. eingelegt), so sieht man auf die ruhende Stelle eine verschieden lange folgen, welche ganz homogen und glänzend ist, aber durchaus keine Struktur zeigt, an welche sich dann wieder das sogleich zu beschreibende Bild des kontrahierten Muskels schliesst. Der Übergang ist aber — kein plötzlicher, sondern ein allmählicher, sowohl an der ruhenden, wie an der kontrahierten Seite. Früher hatte ich diesen Teil der Muskelfaser stets ausser acht gelassen und als schlecht konserviert übersehen, und ich bin gewiss, dass es vielen anderen Beobachtern ebenso gegangen ist. Denn ist man erst auf dieses Verhalten aufmerksam geworden, so findet man es an einer so grossen Menge von Fasern, dass es unbegreiflich erscheint, wie man dieses konstante Vorkommen übersehen konnte." „Stets fand ich nun, dass man die drei Stadien: Ruhe, Auflösung, Kontraktion aufeinander folgen sieht." — Da die Merkelschen Beschreibungen und Abbildungen des fraglichen Stadium zeigen, dass hierbei die Säulchen „erheblich schmäler" sind als in Kontraktion, „erheblich schmäler" auch als im fakultativen Stadium, so scheint es mir ziemlich sicher, dass das Merkelsche homogene Zwischenstadium meinem postregenerativen Stadium (vielleicht auch dem späteren Teil des Regenerationsstadium) am meisten entspricht. Die Reihenfolge darf also, falls meine Deutung der Merkelschen Befunde richtig ist, nicht sein: Ruhe — Auflösung — Kontraktion — Ruhe; sondern: Kontraktion — Auflösung — Ruhe — Kontraktion. Ein ähnlicher Zustand wie das Merkelsche Auflösungsstadium oder mein postregeneratives Stadium hatte in der Tat schon früher Montgomery beobachtet.

[1]) l. c.

„Allerdings", sagt Merkel, „fand dieser Autor keine Erklärung und nannte den Vorgang wohl deshalb „unheimlich". Er hielt auch die krumeligen und flockigen Massen, die hier ebenso, wie in den Thoraxmuskeln der Insekten vorkommen, fälschlich für sarcous elements. Diese Gebilde kommen nur deshalb in dem Zwischenstadium deutlicher zum Vorschein, weil sie nicht mehr durch die Querstreifung verdeckt sind."

Endlich sei es mir gestattet, das Vorhandensein von zu ihrem Bau etwas von den oben beschriebenen abweichenden Muskelfasern in den Flügelmuskeln bei Hummeln nachzuweisen.

1. Hin und wieder wird man Muskelfasern gewahr, deren Säulchen in dem fakultativen Stadium zwar dieselbe vergleichsweise niedrige Höhe der Fächer zeigen wie die oben erwähnten, deren Querscheiben aber keinen Hensenschen Streifen aufweisen, während gleichzeitig die isotropen Streifen eine bedeutend grössere Höhe haben. Die Zwischenscheiben zeigen dieselbe Breite und Färbbarkeit wie bei den gewöhnlichen Flügelmuskelfasern der Hummeln (Mikrophotogr. 30, Taf. X). Bei den fraglichen Säulchen ist desgleichen eine deutliche Teilung der Länge nach in zwei Hälften bemerkenswert.

2. Mitunter kann man Muskelfasern bei den Flügelmuskeln der Hummeln beobachten, deren Säulchen mit denjenigen der gewöhnlichen Fasern übereinzustimmen scheinen, bei denen aber die Q-Körner viel kleiner sind. Diese letzteren liegen auch hier paarig angeordnet, sind von genau derselben Breite wie die entsprechenden gefärbten Segmente der Querscheiben und gehen sehr deutlich mit gefärbten transversalen und genau gleich breiten Fortsätzen in die ähnlich gefärbten Querscheiben direkt über (Mikrophotogr. 31, Taf. XI). Diese Fasern stellen also auch einen schwer wiegenden Beleg dar für die Richtigkeit der Anschauung, dass die Q-Körner ihre färbbare Materie den Querscheiben zu überliefern haben.

3. Dipteren.

Im grossen Ganzen zeigen die Flügelmuskelfasern der fraglichen Tiere (Tabanus, Laphria u. a.) dieselben stofflichen Umsetzungen im Zusammenhange mit entsprechenden funktionellen

Zuständen, wie diejenigen der Hummeln. Das mikroskopische Bild der Kontraktions- und Regenerationsphasen ist jedoch insofern von entsprechenden Stadien der Hymenopteren abweichend, als die „geflügelten" Körner, d. h. die in interkolumnärer und entsprechend färbbarer Materie eingeschlossenen Körner nicht regelmässig, sondern sehr unregelmässig verteilt sind (Mikrophotogr. 32 u. 33, Taf. XI). Diese ungleichmässige Verteilung der interkolumnären geformten und ungeformten Substanzen steht bei den Dipteren in intimem Zusammenhange mit der Unregelmässigkeit der Trophospongialnetze, — wie die so ausserordentlich regelmässige Orientierung derselben Bestandteile in Kontraktion und Regeneration bei den Hymenopteren mit der ebenso regelmässigen Struktur derselben Netze dieser Tiere verbunden ist. Auf diese Verhältnisse habe ich eigentlich schon früher die Aufmerksamkeit gelenkt.[1]) Dass die färbbaren interkolumnären Bestandteile die Interstitien zwischen den verschiedenen Teilen der Trophospongien völlig ausfüllen, zeigt die Mikrophotographie 33 (von einer Flügelmuskelfaser von Laphria in regenerativem Zustande), wo die hellen Stellen in deutlichster Weise das Negativ des binnenzelligen Trachealbaumes darstellen.

Auf andere prinzipiell weniger wichtige strukturelle Abweichungen dieser Flügelmuskelfasern von denjenigen der Hummeln gehe ich in dem vorliegenden Zusammenhange nicht ein.

B. Herzmuskelfasern der Crustaceen.

Für die vorliegenden Studien sind die strukturellen Verhältnisse der Herzmuskelfasern von Astacus fluviatilis von hohem Interesse. Diese Fasern ähneln in vielfacher Hinsicht den Herzmuskelfasern höherer Tiere. So verzweigen sie sich und gehen ineinander direkt über, wodurch ein kontinuierliches, synzytiales Netzwerk zustande kommt. In seinen Maschen zirkuliert das Blut, durch das die Fasern genährt werden. In der Mitte des Herzens öffnet sich das Maschenwerk in die gemeinsame Herzhöhle. Die Fasern sind ungemein sarkoplasmareich, ja stellen geradezu weite sarkoplasmatische Schläuche dar, die durch schmälere oder breitere Faszikeln von Muskelsäulchen durchsetzt werden.

[1]) l. c. Arch. f. mikr. Anat.

Die Fasern werden von den Bluträumen durch eine bindegewebige Membran abgegrenzt, die mit ihren eigenen Kernen versehen und als Sarkolemma zu bezeichnen ist. Wenigstens ist es nicht möglich, eine besondere Membran von dieser Hülle abzugrenzen. Aus derselben gehen übrigens die durch die Chromsilbermethode sehr leicht herstellbaren Trophospongialnetze hervor, über deren Bau und Anordnung, wie auch über die allgemeine Struktur dieser Fasern ich schon früher eine Beschreibung geliefert habe[1]).

Kontraktion. Die Mikrophotographie 34 (Taf. XI) gibt ein Bild dieses Stadiums wieder. Die Säulchen sind in Faszikeln angeordnet und zwischen diesen tritt etwas körnige, durch Bendas Methode nicht violett, sondern graugelb oder rötlich gefärbte Masse hervor. An den Faszikeln, wo die Säulchen vergleichsweise ausserordentlich eng aneinander liegen, sind die Kontraktionsstreifen, vor allem den Zwischenscheiben entsprechend, als tief violett gefärbte Querbänder zu sehen. Den Grundmembranen können sie kaum entsprechen, weil diese im allgemeinen nicht als die ganzen Querschnitte durchsetzende Membranen existieren. Wohl aber spannen sich zwischen den Säulchen der einzelnen Faszikeln Quermembranen aus, die den Grundmembranen zu entsprechen scheinen und auch in ähnlicher Weise wie die Zwischenscheiben gefärbt werden. Über die Quermembranen der fraglichen Muskelfasern habe ich in meiner eben zitierten Abhandlung nähere Angaben geliefert. Ich verweise den Interessierten auf dieselben. Die Muskelfächer sind vergleichsweise niedrig. Unter den Körnerbildungen sind oft in dem fraglichen Stadium speziell lokalisierte Körner wahrnehmbar, die nicht violett, sondern graugelb oder rötlich gefärbt sind und die in ihrer Lage genau den Querscheiben der Säulchen entsprechen. Man könnte also schon in dieser Phase in der körnigen Masse Endoplasma- und Exoplasmakörner unterscheiden.

Das Regenerationsstadium zeigt ein sehr charakteristisches, mit den regenerativen Zuständen der oben geschilderten Flügelmuskelfasern auffallend übereinstimmendes Aussehen. Die violett gefärbten Kontraktionsstreifen sind nicht zu sehen und an ihrer Stelle findet man nur sehr schwach färbbare Zwischenscheiben (Mikrophotogr. 35, Taf. XI). Die Muskelfächer sind einigermassen

[1]) l. c. Arch. f. mikr. Anat.

höher als in dem Kontraktionsstadium. Den Querscheiben der Säulchen entsprechend treten intensiv tief violett gefärbte Querbänder auf, die aber den Säulchen selbst nicht angehören, sondern mit den interfaszikulären körnigen Endoplasmamassen zusammenhängen. Diese führen nämlich eine grosse Menge kleiner und ungleich grosser violett gefärbter Körnchen, die deutlich in die genannten Querbänder überfliessen. Wenn man nun diese Querbänder näher untersucht, so findet man, dass sie ähnlich gefärbte Körner enthalten, die in ihrer Lage den Exoplasmakörnern des Kontraktionsstadiums entsprechen und wohl auch mit denselben identisch sein müssen. Die gefärbten Querbänder sind also allem Anschein nach den „geflügelten" Q-Körnern der Netzflügler, der Hymenopteren und Dipteren, homolog. In Übereinstimmung mit der sehr regelmässigen Anordnung der Trophospongien in Gegend der Faszikeln sind auch die gefärbten Querbänder mit den ähnlich gefärbten Q-Körnern sehr regelmässig orientiert. — Das fragliche Stadium geht ohne jegliche scharfe Grenze in das folgende Stadium über. Es sei hier noch bemerkt, dass wenn die Herztätigkeit bei der Fixierung erloschen war, in der Regel kein Bild des Regenerationsstadiums erhalten wurde.

Postregenerationsstadium. Die Faszikeln der Säulchen sind deutlich viel lockerer gebaut als in den vorhergehenden Stadien, indem die dünnen Säulchen auseinander gewichen sind. Oft liegen sie dabei paarweise (Mikrophotogr. 36. Taf. XI), seltener einzeln oder zu mehreren zusammen. Es scheint mir hierbei kein Grund vorzuliegen, die einzelnen Paare als Säulchen und die Teilstücke als Fibrillen zu bezeichnen, ebensowenig als eine solche veränderte Bezeichnung bei den paarweise zusammengeordneten Säulchen der Flügelmuskelfasern der Netzflügler am Platze wäre. Die Muskelfächer sind höher als in den vorigen Stadien. An der Stelle der Querscheiben tritt eine intensive Violettfärbung auf, die wohl bei oberflächlicherer Betrachtung hin und wieder als den Querscheiben selbst angehörig erscheinen könnte. Bei genauerem Studium wird man aber gewahr, dass diese stark gefärbten Stellen in der Tat Q-Körner darstellen, die den Säulchen oder den paarweise angeordneten Säulchen in der Höhe der Querscheiben innig anliegen. Diese Q-Körner sind in der Regel grösser als dieselben des vorherigen Stadiums. Die Säulchen sind also in dem vorliegenden Stadium dünn, locker gelagert, die Querscheiben nicht gefärbt,

die Q-Körner, die jetzt ihren grössten Umfang erreicht haben, sind intensiv violett gefärbt und zeigen keine „Flügel", sondern treten als diskrete Körner auf. Die Endoplasmakörnchen sind in der Regel im geringeren Grade färbbar als in den vorherigen Stadien.

Das fakultative Stadium endlich zeigt die Säulchen dünn mit relativ hohen Muskelfächern (Mikrophotogr. 37 u. 38, Taf. XI). Die Querscheiben treten als verdickte und stark violett gefärbte Segmente der Säulchen auf. Die Q-Körner sind bald sehr undeutlich, bald treten sie deutlich hervor, und dabei in der Regel als ausgeprägte Bläschen mit sichelförmigen Resten des färbbaren Inhaltes an der Peripherie. Auch die Endoplasmakörnchen zeigen im allgemeinen keine besondere spezifische Färbbarkeit und sind spärlicher als in den vorigen Stadien.

Besonders bei Herzen von grösseren, völlig lebenskräftigen Krebsen, habe ich eine unverkennbare querbänderige Anordnung des Sarkoplasma wahrnehmen können. Die dicht aneinanderliegenden und teilweise auch spitzwinklig ineinander übergehenden queren Sarkoplasmabänder scheinen von ausserordentlich kleinen Mikrosomen aufgebaut zu sein. Zwischen den Faszikeln der Säulchen und in der Umgebung der Kerne sind die Bänder dicker, grobkörniger und scheinen mehr als an anderen Stellen die Neigung zu haben, miteinander zu verschmelzen. Die Bänder scheinen in sehr intimer Beziehung zu den Zwischenscheiben und zu den Q-Körnern zu stehen, und scheinen mir zunächst Plasmophoren zu repräsentieren. In dem fakultativen Stadium ist das Sarkoplasma vergleichsweise sehr aufgelockert, und die querbänderige Anordnung desselben tritt weit weniger deutlich zutage. In Kontraktion und in den regenerativen und (obwohl weniger ausgesprochen) postregenerativen Stadien dagegen liegen die Bänder dicht gehäuft und treten infolge dichterer Zusammensetzung sehr deutlich hervor. Im regenerativen Stadium färben sich die Bänder in spezifischer Weise, vor allem die Teile derselben, die in Beziehung zu den Faszikeln stehen, und stellen in der Tat die oben geschilderten, spezifisch gefärbten Querbänder dieses Stadiums her.

Wenn man einen Rückblick auf die Herzmuskelfasern von Astacus wirft, wird man wohl finden und anerkennen müssen, dass bei denselben völlig entsprechende stoffliche Umsetzungen obwalten, wie bei den Flügelmuskelfasern der oben erwähnten Insekten, und dass dieselben den gleichen funktionellen Stadien entsprechen müssen. Am besten stimmen die Verhältnisse der Herzmuskelfasern mit denjenigen bei den Flügelmuskelfasern der Netzflügler überein.

C. Herzmuskelfasern der Säugetiere.

Unter den Säugetieren habe ich besonders das Kaninchen, die weisse Maus und das Eichhörnchen für die vorliegenden Zwecke benutzt, also ausschliesslich herbivore Tiere.

Die Herzmuskelfasern der genannten Säuger scheinen ähnlichen stofflichen Umsetzungen zu unterliegen, wie die Herzmuskelfasern der Crustaceen und damit auch wie die Flügelmuskelfasern der Neuropteren. Wollte man eine systematische Einteilung der verschiedenen Muskelfaserarten ausarbeiten, so hätte man die Herzmuskelfasern verschiedener Tiere und die Flügelmuskelfasern der Netzflügler in ein und dieselbe Kategorie einzuordnen. In der Hinsicht ähneln indessen die Herzmuskelfasern der Säuger noch mehr als die Herzmuskelfasern der Crustaceen den Flügelmuskelfasern der Netzflügler, dass der Inhalt der Fasern in eine zentrale Endoplasmasäule mit Kernen und ein kortikales kontraktiles Exoplasma gegliedert ist. Zwar ist diese Teilung des Inhaltes der Herzmuskelfasern der Säuger nicht so vollkommen und gleichmässig durchgeführt, wie bei den genannten Flügelmuskelfasern, jedoch lassen sich die körnigen Einschlüsse ziemlich deutlich in Endo- und Exoplasmakörner einteilen; und die letzteren stellen unzweideutige Q-Körner dar, mit fast denselben Eigenschaften, wie bei denjenigen der Flügelmuskelfasern.

In technischer Hinsicht möchte ich noch einleitungsweise auf die Notwendigkeit hinweisen, möglichst dünne Schnitte anzufertigen, weil die einzelnen Strukturen so relativ kleine Dimensionen haben. Desgleichen ist es für einen guten Erfolg bei dem Studium notwendig, dass das Myocardium in frischer Bewegung fixiert wird, und dass man hierbei nur millimeter-

dünne Scheiben auswählt. Man kann dahin kommen, wenn man von Aorta die Coronararterien mit Fixierungsflüssigkeit injiziert, eventuell auch die Herzhöhlen mit derselben Flüssigkeit ausfüllt, wonach man mit einem scharfen Scalpell Scheiben aus der Muskulatur schneidet. Will man glatte Längsschnitte der Fasern bekommen, so sind ja die Papillarmuskeln für einen solchen Zweck sehr geeignet. Für das Studium der regenerativen Zustände scheint mir die Anwendung systolischer Herzen sehr empfehlenswert. Wenn aber die Herztätigkeit bei der Fixierung erloschen war, bekommt man in der Regel keine wahren Regenerationsbilder zu Gesicht. Übrigens möchte ich bemerken, dass keine Muskelfaserart mir so grosse Schwierigkeiten bereitet hat, wie das Myocardium, bei der Herstellung brauchbarer Präparate. Wohl geht es ziemlich leicht, Präparate anzufertigen, die für das Studium gut verwendbar sind. Da es aber darauf ankommt, Präparate zur Mikrophotographie herzustellen, muss man sich in Geduld üben. Desgleichen hat man oft lange Serien von Präparaten durchzumustern, um die verschiedenen Phasen stofflicher Umsetzungen zur Ansicht zu bekommen.

Kontraktion (Mikrophotogr. 39a und b, Taf. XI). Die Muskelfächer sind niedrig; die Säulchen, die vergleichsweise dicht aneinander liegen, sind dick und nach Färbung durch Bendas Methode bräunlich. Die Querscheiben sind nicht spezifisch gefärbt. Die Kontraktionsstreifen sind dagegen sehr stark violett gefärbt und haben nicht nur zu den Zwischenscheiben, sondern auch zu den Grundmembranen Beziehung, wovon man sich an solchen Stellen leicht überzeugen kann, an denen die Säulchen weniger dicht auftreten. Die Kontraktionsstreifen sind nicht immer gleich dick, sondern tragen hin und wieder emporragende Körnchen oder unregelmässige kleine Schollen derselben Farbe, die deutlicherweise in ihrer Lage den interkolumnären Interstitien, nicht aber den Zwischenscheiben entsprechen. Sehr allgemein findet man, wie diese Anhänge der Kontraktionsstreifen sich von den letzteren loslösen, um sich zwischen den Säulchen zu verteilen. Übrigens enthalten weder die Interstitien des Exoplasma, noch das in diesem Stadium bedeutend verengte Endoplasma, spezifisch gefärbte Einschlüsse, sondern das letztere besitzt nur eine morphologisch nicht weiter definierbare krümliche Substanz:

und das Exoplasma zeigt in der Regel sehr deutlich ovale helle Bläschen, die zwischen den Säulchen regelmässig angeordnet sind und deren Länge der Höhe der Muskelfächer entspricht. Diese Bläschen (an den Photographien nicht deutlich hervortretend) stellen deutlicherweise abgeblasste und verkleinerte Q-Körner dar. Das Endoplasma zeigt einen ovalen Kern, der aber weit rundlicher ist, als in den übrigen Phasen stofflicher Umsetzungen.

Die hervorgehobenen morphologischen Befunde entsprechen ja fast in jeder Hinsicht den Merkmalen des Kontraktionszustandes der Flügelmuskelfasern der Neuropteren und der Herzmuskelfasern der Crustaceen. Auch in betreff der sogenannten Kontraktionsstreifen begegnet man ja denselben morphologischen Verhältnissen, die wohl auch hier zu der Annahme einer plasmophoren Aufgabe der Grundmembranen Veranlassung geben könnten.

Regenerationsstadium (von einem systolischen Herzen des Eichhörnchens) (Mikrophotogr. 40 a, b und c, Taf. XI). Das Bild dieses Stadiums ähnelt in hohem Grade demjenigen der Regenerationsphase an den Flügelmuskelfasern der Hymenopteren. Die Säulchen der Muskelfasern behalten noch in diesem Stadium (das übrigens dem Abfall der Kontraktionskurve entsprechen mag) bei Färbung durch die Bendasche Methode die bräunliche Nuance, die für die Kontraktion charakteristisch ist. Sie liegen auch vergleichsweise dicht aneinander. Die Muskelfächer scheinen mehr oder weniger deutlich höher oder auch von derselben Höhe zu sein, als in Kontraktion. Die Querscheiben sind nicht spezifisch gefärbt, und die Kontraktionsstreifen sehen mehr oder weniger hochgradig abgeblasst aus, können jedoch noch sehr deutlich hervortreten. Das Endoplasma ist deutlich breiter als in Kontraktion und schliesst eine grosse Menge violett gefärbter Körnchen ein, die in ähnlich gefärbte interkolumnäre Querbänder des kontraktilen Exoplasma vielfach direkt übergehen. Diese interstitiellen Querbänder entsprechen in ihrer Lage den Querscheiben der Säulchen und schliessen violett gefärbte Q-Körner ein („geflügelte Körner"). — Das fragliche Stadium entspricht also durchaus dem entsprechenden Stadium der Flügelmuskelfasern der Insekten und der Herzmuskelfasern der Crustaceen. — An diastolischen Herzen ist dieses Stadium sehr selten zu sehen; bei systolischen dagegen neben dem Kontraktionsstadium sehr häufig.

Ich kann in dem vorliegenden Zusammenhange nicht umhin, auf ein Bild der Herzmuskelfasern die Aufmerksamkeit zu lenken, das wohl eine artefakte Modifikation des oben geschilderten Regenerationsbildes darstellen mag. Wenn man nämlich ein Herz fixiert, dessen Tätigkeit schon erloschen ist und sich in diastolischem Zustande befindet, so wird man, wie schon oben bemerkt (wenigstens nach meinen Erfahrungen), kein typisches Regenerationsbild gewahr. Dagegen findet man hin und wieder Muskelfasern, die eine ungeheure Menge intensiv violett gefärbter Körnchen enthalten, die teils endoplasmatischer Art sind, teils auch wahre Q-Körner darstellen. Die Körnchen scheinen eine, wenn auch oft wenig deutlich hervortretende Neigung zu haben, sich in Querbändern anzuordnen. Wahre regenerative Querbänder sieht man nur äusserst selten mit den Körnermassen gemischt. Übrigens ähnelt doch das Bild demjenigen des Regenerationszustandes. Ich möchte glauben, dass es eben der vor der Konservierung eingetretene Stillstand der Herzbewegung sein mag, der den Umstand bedingt hat, dass die neu angehäuften Stoffe der bez. Muskelfasern als separate und etwas unregelmässig disseminierte Körnchen hervortreten, anstatt typisch miteinander zu regelmässig angeordneten Querbändern zusammen zu fliessen. Die Regeneration scheint mir bei dem Herzen das veränderlichste und empfindlichste Stadium in betreff des morphologischen Bildes zu sein.

Postregenerationsstadium (Mikrophotogr. 41a, Taf. XIII u. b, Taf. XI). In dieser Phase bemerkt man bei diastolischen Herzen (Fig. 41a) ein auffallend lockeres Gefüge der einzelnen Muskelfasern. Das Endoplasma ist breit und enthält eine grössere oder geringere Anzahl durch Bendas Methode violett färbbarer Körnchen. Die Säulchen des Exoplasmas, die oft paarweise auftreten, sind vergleichsweise sehr dünn und lassen kaum die nicht violett gefärbten Querscheiben erkennen. Die Muskelfächer zeigen ungefähr dieselbe Höhe wie in dem fakultativen Stadium (s. unten). Zwischen den Querscheiben und in ihrer Lage derjenigen der Querscheiben entsprechend, treten rundliche oder ovale Körner — Q-Körner — auf, die sich durch Bendas Methode intensiv färben lassen. Hin und wieder können diese Körner in zwei Hälften geteilt sein. Ob hierbei in der Tat doppelte Körner vorhanden sind, oder ob ganze Q-Körner eine zentrale ungefärbte Querlinie haben, was

mir nicht so unwahrscheinlich scheint, ist schwierig, sicher zu entscheiden. Bei systolischen Herzen (Mikrophotogr. 41 b) zeigen die Muskelfächer noch ungefähr dieselbe Höhe wie im Regenerationsstadium. Die Säulchen sind jedoch dünner und liegen etwas lockerer.

Ist die Bewegung des Herzens vor der Fixierung schon kürzere oder längere Zeit erloschen, so zeigt das fragliche Stadium oft eine mehr oder weniger ausgesprochene unregelmässige Orientierung der Q-Körner. Die Fasern erinnern dabei an die Flügelmuskelfasern solcher Netzflügler, die sich bei der Konservierung in Lethargie befanden.

Das fakultative Stadium endlich (Mikrophotogr. 42 a, b, Taf. XIII und c, Taf. XII) zeigt die Säulchen an gefärbten Präparaten nach Benda mit intensiv violett gefärbten Querscheiben, die etwas dicker aussehen, als die nicht gefärbten und mittelhohen isotropen Streifen. Die Säulchen treten auch hier oft paarweise angeordnet hervor (Mikrophotogr. 42 b). Die Zwischenscheiben sind schwach gefärbt. An gewissen Fasern sind die Querscheiben durchaus violett gefärbt. An anderen und zwar oft zahlreicheren Stellen des Myokardiums dagegen zeigen die Querscheiben einen deutlichen Hensenschen Streifen. Das Endoplasma ist viel breiter als in Kontraktion, enthält aber keine violett gefärbte, sondern blass gefärbte Körnchen (Mikrophotogr. 42 a). Die exoplasmatischen Q-Körner sind auch dekoloriert, aber doch wahrnehmbar in ihrer typischen Lage zwischen den Querscheiben. Sie können entweder homogen aussehen (Mikrophotogr. 42 a und c), oder mehr oder weniger vakuolisiert oder endlich durchaus helle Bläschen sein (Mikrophotogr. 42 b). Die Kerne sind langgestreckt (Mikrophotogr. 42 a).

Wie man an den Flügelmuskelfasern der Neuropteren und auch anderer Insektenordnungen gewisse Gruppen von Fasern in einer gewissen gemeinsamen stofflichen Phase, andere Gruppen von Fasern wieder in anderen solchen Phasen regelmässig findet, so bemerkt man auch stets am Myocardium der Säuger eine ähnliche faszikuläre Gruppierung von Fasern mit ungleichen Zuständen stofflicher Umsetzungen, was ja anzeigen muss, dass

gewisse Faszikeln von Fasern tätig sind, während andere gleichzeitig sich in der Vorbereitung zu einer nachfolgenden Tätigkeit befinden.

Die bekannten Kittlinien oder Schaltstücke der Herzmuskelfasern, die in letzter Zeit näher von Heidenhain und auch von mir beschrieben worden sind, färben sich durch Bendas Methode sehr oft tief violett. Es ist hierbei darauf zu achten, dass diese Färbbarkeit von den ungleichen stofflichen Phasen der Fasern völlig unabhängig ist. Dies Verhalten scheint mir eine weitere Stütze für die übrigens wohl begründete Heidenhainsche Meinung zu sein, dass die Schaltstücke in betreff der ganzen Fasern und ihres Inhalts regenerativen Zwecken dienen.

Blicken wir auf die oben vorgelegten Befunde an den Herzmuskelfasern der Säugetiere zurück, so wird wohl einleuchten, wie sich hier durchaus ähnliche morphologisch nachweisbare Phasen stofflicher Umsetzungen geltend machen, wie bei den Herzmuskelfasern der Crustaceen und den Flügelmuskelfasern der Neuropteren. Jede dieser Fasergattungen hat zwar gewisse Details, die ihr eigentümlich sind, aber im grossen Ganzen sind doch die Verhältnisse schlagend übereinstimmend. Bei den Flügelmuskelfasern der Hymenopteren und Dipteren lassen sich ferner gewiss etwas mehr abweichende Verhältnisse nachweisen, indem diese Fasern infolge ihrer speziellen Organisation befähigt sind, weit schnellere Flügelbewegungen herbeizuführen. Nichtsdestoweniger sind auch bei diesen Fasern in prinzipieller Hinsicht ganz übereinstimmende metabole, funktionelle Strukturen erkennbar.

D. Skelettmuskelfasern verschiedener Tiere.

Für die Skelettmuskelfasern ist es charakteristisch, dass sie sowohl bei den Insekten, als bei den Vertebraten (Säugetieren) in prinzipieller Hinsicht übereinstimmende morphologische Verhältnisse zeigen. Während bei den Flügelmuskelfasern der Insekten und den Herzmuskelfasern der Crustaceen und der Säugetiere die exoplasmatischen, interkolumnären Körner (die Q-Körner)

bezüglich ihrer Lage zu den Säulchen und durch ihre Tätigkeit zu den Querscheiben in Beziehung stehen, so scheint es anstatt dessen für die Skelettmuskelfasern der Insekten und im allgemeinen auch der Säugetiere charakteristisch zu sein, dass ihre exoplasmatischen Körner zwar in geeigneten Stadien ihrer Tätigkeit auch zu den Querscheiben der Säulchen Beziehung haben, nichtsdestoweniger aber nicht den Querscheiben, sondern den isotropen Segmenten der Säulchen gegenüber ihre Lage haben. Infolge dieser besonderen Orientierung kann man diese Körner als J-Körner bezeichnen. — Bei den Skelettmuskelfasern der genannten verschiedenen Tierformen lässt sich weiter nachweisen, dass die stofflichen Umsetzungen der Muskelfasern in Perioden zustande kommen, die in ihrem Aussehen den verschiedenen morphologischen Bildern der oben genannten Flügelmuskelfasern und Herzmuskelfasern in deutlicher Weise ähnlich sind. Es darf deshalb aus den hervorgehobenen Gründen angenommen werden, dass bei quergestreiften Muskelfasern im allgemeinen die substanziellen Veränderungen, die den Grund des physiologischen Spieles bilden, in der Tat durch dieselben Gesetze reguliert werden.

Wie bei den Flügelmuskelfasern der Insekten und den Herzmuskelfasern verschiedener Tiere, können auch bei den Skelettmuskelfasern der Insekten und der Säugetiere folgende morphologisch-physiologische Perioden nachgewiesen werden: 1. Kontraktion (dem aufsteigenden Teile der Zuckungskurve entsprechend); 2. Regeneration (Dekreszenzstadium); 3. postregeneratives Stadium und 4. fakultatives Stadium, aus dem die Kontraktion erfolgen kann.

1. Skelettmuskelfasern der Insekten (besonders der Netzflügler).

Unter Flügelmuskelfasern der Netzflügler kann man nicht selten solche Fasern finden, die in betreff der exoplasmatischen Körner gleichsam einen Übergang bilden zwischen den Charakteren der Körner, die den Flügelmuskelfasern eigentümlich und denjenigen, die für die Skelettmuskelfasern charakteristisch sind. Man kann nämlich bei solchen Fasern beobachten, dass die Q-Körner gleichsam zerfallen und zwar in ein Körnchen, das der Mitte der Querscheiben der zunächst anliegenden Säulchen gegenüber liegt und in zwei Körnchen, von denen ein jedes den

polaren Enden der vollständigen Q-Körner und also auch den Enden der Querscheiben entspricht. An anderen und zwar zahlreicheren Stellen wiederum kann man langgestreckte Q-Körner beobachten, deren polare Enden als rundliche Körner sich intensiv färben lassen, während die zentralen Teile nur ein bläschenförmiges Aussehen zeigen. In solchen Fällen sehen die Körnerbildungen bei flüchtiger Betrachtung wie kleinere Körner aus, die in der Höhe der Enden der Querscheiben liegen, während den Scheiben selbst gegenüber keine Körner vorhanden zu sein scheinen. Von diesen den polaren Gebieten der Q-Körner entsprechenden Körnchen könnte man bei den Skelettmuskelfasern der Insekten die Auffassung haben, dass sie in den genannten J-Körnern wieder auftreten; und meinesteils bin ich nicht völlig sicher, ob nicht in der Tat solche Körner auch bei den Skelettmuskelfasern wiederkehren können, die eigentlich gegenüber den Querscheiben liegen, von denen aber nur die polaren Enden sichtbar sind, weil sie die einzigen Teile der Körner sind, die in den meisten Zuständen eine färbbare Materie tragen können.

Bei Kontraktion zeigen die Skelettmuskelfasern verschiedener Insektenformen, die eine zentrale Endoplasmasäule mit der Länge nach angeordneten Kernen haben, vergleichsweise dicke, bei Färbung durch Bendas Methode nicht spezifisch (violett) gefärbte, sondern bräunlich aussehende und sehr dicht stehende Säulchen, mit niedrigen Muskelfächern. Diese werden voneinander durch einen tief violett gefärbten queren Streifen geschieden, der in jeder Hinsicht mit dem Kontraktionsstreifen der oben geschilderten Muskelfaserarten identisch ist (Mikrophotogr. 43—45, Taf. XII). Meinen Befunden nach ist also die Natur dieses Streifens auch an den Skelettmuskelfasern eine ganz andere, als die allgemein angenommene. — Bezüglich des Zustandekommens des Kontraktionsstreifens werden nämlich von den Autoren zwei Ansichten vertreten. Die einen Forscher, mit Merkel, Engelmann und Rollet, sind der Ansicht, dass während des Abbleichens der Querscheiben eine „Umkehr" innerhalb der Säulchen selbst stattfindet, und zwar nach Rollet in der Weise, dass Z heller und J stärker färbbar wird als vorher. Schliesslich blasst Z ganz ab, während J noch dunkler wird. Aus der Streifenfolge J + Z + J entsteht durch vollständige Zusammenschmelzung ein Kontraktionsstreifen. Nach Engel-

mann kommt der letztgenannte Streifen entweder so zustande, dass während Q sich allmählich aufhellt, die von ihm beschriebenen Nebenscheiben der Säulchen sich dem Streifen Z nähern und mit ihm verschmelzen, oder auch dass zuerst die Nebenscheiben mit dem Rand von Q verschmelzen, wobei der noch übrige Teil des isotropen Streifens (E) deutlich bleibt. Später verschwindet auch dieser Teil von J, wonach der Kontraktionsstreifen sich, wie im vorigen Falle, bildet. Der gefärbte J-Streifen (J_1) Rollets und die mit dem Randteile von Q sich verbindende Nebenscheibe nach Engelmann sind sicherlich mit dem von Merkel schon früher beschriebenen, einfach brechenden Randsaum von Q identisch. Nach Merkel kommen nämlich die Kontraktionsstreifen dadurch zustande, dass diese Randsäume sich an den kontraktilen Streifen anlagern, während Q im übrigen hell wird. Eine andere Auffassung, die sich bisher weniger Zustimmung hat erwerben können, ist von Schäfer, Ranvier, Retzius, Heidenhain u. a. ausgesprochen worden. Bei den gewöhnlichen Skelettmuskelfasern der Insekten ist der Kontraktionsstreifen nach diesen Autoren nicht auf eine Veränderung innerhalb der Säulchen selbst, sondern auf eine Ansammlung von Querkörnerreihen, von Sarkosomen in der nächsten Umgebung der Grundmembranen zurückzuführen. Einen wertvollen Fortschritt in der Frage nach den erwähnten Veränderungen bei Kontraktion verdanken wir Heidenhain[1]). Er studierte diese Veränderungen an Eisenhämatoxylinpräparaten vom Hirschkäfer näher und fand dabei, dass „eine prächtige Pseudonebenscheibe, wie Retzius sie beschrieben hat" zu sehen war, „bestehend aus groben, tintenschwarz gefärbten interkolumnären Körnern oder Sarkosomen. Diese höchst soliden Körper geben sich den Anschein, als verschwänden sie während des Übergangsstadiums in spurloser Weise, wie dies Rollets Nebenscheiben auch tun." — „Als ich nun den dort sichtbaren Randsaum (bei Rollet J_1) genauer betrachtete, stellte sich heraus, dass derselbe wiederum nichts anderes ist, als die Querreihe der Sarkosomen oder die Pseudonebenscheibe von Retzius. Die ‚Nebenscheibe' meiner Präparate verschwindet also nicht, wie es den Anschein hatte, sondern es verkürzen sich die Säulchenglieder J so stark, dass dadurch der Rand von Q in das Niveau der Pseudonebenscheibe gebracht wird; indem nun beide Teile sich

[1]) l. c.

übereinander projizieren, entsteht der Randsaum, als ein Trugbild.“ — „Bis zu diesem Stadium,“ fährt Heidenhain fort, „waren in meinen Präparaten die Säulchenglieder Q immerhin noch in grauem Tone färbbar und die Sarkosomen von Retzius nehmen sich in vielen Fällen ganz so aus, als seien sie nur Endanschwellungen dieser Säulchenglieder, also zu diesen gehörig. Blasst nun im weiteren Verlaufe der Kontraktion der Streifen Q ganz ab, sodass er weiss und durchsichtig wird, dann isoliert sich die Pseudonebenscheibe, welche nach wie vor ihre schwarze Tinktion beibehält, wiederum vollständig im mikroskopischen Bilde.“ . . . „Nur liegen jetzt die Sarkosomenreihen ganz dicht an Z an und im Falle sie mit der Grundmembran zu einer Verklumpungsfigur verschmelzen, kommt es zur Bildung eines regelrechten ‚Kontraktionsstreifens‘.“ — Wir werden unten erfahren, dass meine Ergebnisse während gewisser spezieller Bedingungen mit diesen Heidenhainschen Auseinandersetzungen viel Gemeinsames haben. Für ein regelmässiges Geschehen halte ich jedoch die Prozedur, die Heidenhain beschrieben hat, kaum. — Es ist indessen sehr zu bedauern, wie wenig diese schon 1899 gemachte Angabe von Heidenhain auf die allgemeine Auffassung der wahren Zusammensetzung der quergestreiften Muskelfasern eingewirkt hat. Denn wenn man die gegenwärtig allgemeiner benutzten Hand- und Lehrbücher durchmustert, so findet man in den meisten Fällen die Körnerreihen nur nebenbei, ja oft ganz fälschlich, erwähnt, indem man sie aus Fett bestehend ansehen will; und bei der Schilderung der stofflichen Veränderungen dieser Muskelfasern in verschiedenen Phasen ihrer Tätigkeit werden in der Regel nur die Umsetzungen hervorgehoben, die die Säulchen betreffen, während die Verhältnisse der Körnerbildungen unberücksichtigt geblieben sind. Haben bisher nähere Angaben über die stofflichen Veränderungen der Körnerbildungen im Zusammenhange mit der physiologischen Tätigkeit der quergestreiften Muskelfasern völlig gefehlt, so ist anstatt dessen die Literatur voll von allerlei Hypothesen über die stofflichen Umsetzungen der Säulchen.

Wenn man die Schnitte mit der Bendaschen Methode behandelt hat, so wird man, wie oben gesagt, einen intensiv violett gefärbten Kontraktionsstreifen gewahr (Mikrophotogr. 43—45), der vergleichsweise dünn ist, indem derselbe fast nur aus der

gefärbten Grundmembran und den entsprechenden Zwischenscheiben zusammengesetzt ist. Jederseits derselben Membran tritt jedoch eine dünne, diffus verbreitete und etwas schwächer violett gefärbte Materie auf, die aus der Membran hervorzugehen scheint. Hin und wieder (Mikrophotogr. 43 und 45) kann man beobachten, dass mit dem in solcher Weise zusammengesetzten Kontraktionsstreifen ähnlich gefärbte, kleinste Körnchen zusammenhängen. Mitunter können diese gleichsam aus dem Streifen emporsteigenden Körner etwas grösser sein, und es kann wohl angenommen werden, dass solche Körner eigentlich J-Körner sind, die aus dem Kontraktionsstreifen färbbare Stoffe aufgenommen haben. Die fraglichen Kontraktionsstreifen stellen jedoch nicht Querreihen von Krause-Retziusschen Körnern oder J-Körnern („Pseudonebenscheiben" Retzius-Heidenhain) dar, wie die Kontraktionsstreifen — wie gleich oben bemerkt war — von anderen Autoren aufgefasst worden sind, sondern sie scheinen vielmehr eine mit den Kontraktionsstreifen der Flügelmuskelfasern der Neuropteren und der Herzmuskelfasern völlig homologe Bildung darzustellen. Einen „Kontraktionsstreifen" gibt es aber auch bei der zunächst folgenden Phase, der Abfalls-Phase oder dem Regenerationsstadium, der viel breiter ist und der dem Kontraktionsstreifen von Retzius, Schäfer, Heidenhain u. a. entsprechen mag. — Ich bin jedoch der Meinung, dass man diesen viel breiteren und körnigen Streifen nicht als Kontraktionsstreifen bezeichnen darf, weil er mit den Kontraktionsstreifen der anderen oben geschilderten Muskelfaserarten nichts gemeinsames hat, sondern am ehesten den regenerativen, interkolumnären Querbändern dieser Fasern entspricht. —

Im Kontraktionsstadium ist das Endoplasma zu minimalen Dimensionen reduziert und enthält ausser den dicht aneinander in einer einfachen Reihe angeordneten Kernen kaum etwaige färbbare Einschlüsse (Mikrophotogr. 43). — Die Kontraktion ist übrigens weit seltener zu sehen, als die nächstfolgende regenerative Phase. Wenn man aber bedenkt, dass die Kontraktionsphase — wie ich oben auseinandergesetzt habe — dem schnell aufsteigenden Teile der Kontraktionskurve entspricht, während die Regeneration dem vergleichsweise langsam absteigenden Kurvenabschnitt analog ist, so kann die geringe Frequenz des morphologischen Bildes der Kontraktion leicht erklärt werden.

Regenerationsstadium (Mikrophotogr. 46 u. 47, Taf. XII). Bei dieser Phase stehen die Säulchen etwas weniger dicht als bei der Kontraktion, sind jedoch deutlich dicker als in den nachfolgenden Stadien; und die Muskelfächer können entweder mehr oder weniger hoch als in der Kontraktion sein oder auch von der gleichen Höhe. Die Säulchen nehmen noch, wie bei Kontraktion, nach Färbung durch Bendas Methode eine bräunliche Farbe an, und die Querscheiben zeigen keine spezifische (violette) Färbung. Das fragliche Stadium steht also dem vorhergehenden nahe, unterscheidet sich jedoch von demselben in auffallender Weise durch ein ganz anderes Aussehen der Gebiete, die den Grundmembranen zunächst anliegen. An diesen Stellen kann man nämlich nicht weiter die spezifisch gefärbte Grundmembran als ein hervortretendes Merkmal beobachten (Mikrophotogr. 47), obwohl dieselbe hin und wieder noch zu sehen ist (Mikrophotogr. 46), sondern der Querstreifen wird vor allem ausgezeichnet durch grosse, dicht an der Grundmembran liegende J-Körner, die sich durch Bendas Methode intensiv violett färben lassen. Zwischen denselben spannen sich ähnlich gefärbte Querbrücken aus, die den fraglichen Körnern ein transversell geflügeltes Aussehen verleihen (Mikrophotogr. 47). Diese Querbänder, die also den Querbändern der Regenerationszustände sämtlicher oben demonstrierter Muskelfaserarten durchaus entsprechen, gehen auch, wie diese, in ähnlich gefärbte ausserordentlich reichlich vermehrte und dicht angesammelte Endoplasmakörnchen direkt über. Diese Endoplasmagranula sind regelmässig ungefähr von derselben Grösse, wie die exoplasmatischen J-Körner und sind in der Höhe der Grundmembranen vor allem angehäuft.[1]) — Aus der vorliegenden Darstellung erhellt, dass es sicherlich nicht richtig sein kann, die angehäuften und stark gefärbten „geflügelten" J-Körner als Kontraktionsstreifen zu bezeichnen. Diese regenerativen Querbänder sind nämlich in der Tat etwas ganz anderes als die wahren Kontraktionsstreifen, die allen Muskelfasern in Kontraktion eigen sind und immer dieselbe Natur erkennen lassen. — Die Kerne liegen noch nahe aneinander, jedoch etwas lockerer als in der Kontraktion.

[1]) Aus der Mikrophotographie 47 ist auch zu entnehmen, in welchem intimen Zusammenhange die Kerne zu den Grundmembranen stehen.

Postregenerationsstadium (Mikrophotogr. 48, 49 und 50, Taf. XII). Habe ich das Regenerationsstadium an den fraglichen Muskelfasern auffallend häufiger wiedergefunden, als die Konraktion, so habe ich wiederum das Postregenerationsstadium noch häufiger zur Ansicht bekommen, als die regenerative Phase. — Indessen scheint das vorliegende Stadium bei den Skelettmuskelfasern der Insekten in zwei ungleiche Perioden geteilt zu sein.

Die dem regenerativen Stadium zunächst stehende erste Periode (Mikrophotogr. 48 und 49) ähnelt diesem Stadium in recht hohem Grade; nur dass die Entwicklung des Endoplasma, die Dicke der Säulchen und die Höhe der Muskelfächer den Merkmalen des fakultativen Stadiums am nächsten kommen. Die Säulchen sind nämlich sehr dünn, die Querscheiben durch Bendas Methode nicht spezifisch (violett) färbbar und von den übrigen Teilen der Säulchen entweder nur gering (Mikrophotogr. 48) oder deutlicher hervortretend (Mikrophotogr. 49) zu unterscheiden, die Muskelfächer sind hoch. Die Säulchen liegen weit lockerer als in den vorhergehenden Stadien, oft paarweise angeordnet. Jederseits der nicht violett gefärbten Grundmembranen, jedoch von denselben weiter entfernt als in dem regenerativen Stadium treten vergleichsweise sehr grosse und intensiv violett gefärbte J-Körner auf, die rundlich und nicht durch etwaige flügelartige Fortsätze miteinander vereinigt sind. Das Endoplasma ist breit und enthält ausser den voneinander vergleichsweise weiter entfernten Kernen nur wenige färbbare Einschlüsse.

Die zweite Periode desselben Stadiums (Mikrophotogr. 50) weicht dadurch von der ersten ab, dass die intensiv violett gefärbten J-Körner ähnlich färbbare fadenförmige oder blattförmige Fortsätze zwischen die Querscheiben aussenden und mit entsprechenden Fortsätzen von innerhalb desselben Muskelfaches befindlichen und gegenüberliegende J-Körnern direkt verschmelzen, wodurch diese J-Körner miteinander direkt vereinigt werden. Diese flügelförmigen Fortsätze der J-Körner entsprechen also in ihrer Lage den Querscheiben der Säulchen. Hin und wieder kann man gleichzeitig eine minimale, beginnende spezifische (violette) Färbung der Säulchen, und zwar an den Enden der Querscheiben, beobachten.

Die erste Periode ist oft sehr allgemein verbreitet; und

ebenso habe ich nicht selten die zweite Periode bei fast sämtlichen Muskelfasern derselben Muskeln gefunden.

Es ist endlich zu bemerken, dass die Regeneration und die beiden postregenerativen Perioden nicht selten verschmelzen können, — was wohl von einer besonderen Intensität der Muskelarbeit abhängig sein könnte.

Fakultatives Stadium (Mikrophotogr. 51, Taf. XII). Das typische Bild dieser Phase ist dadurch ausgezeichnet, dass die Muskelfächer ungefähr dieselbe Höhe besitzen wie in dem postregenerativen Stadium, dass aber die Querscheiben und die isotropen Streifen voneinander distinkt geschieden sind, indem die ersteren, die etwas dicker erscheinen als die isotropen Segmente, sich auch intensiv violett durch Bendas Methode färben lassen. Die violetten Querscheiben zeigen entweder durchaus dasselbe Aussehen und dieselbe Färbbarkeit, oder sie können auch an gewissen Fasern einen deutlichen hellen Hensenschen Streifen besitzen. Ob es sich hierbei um verschieden strukturierte Fasern handelt, oder ob der Hensensche Streifen nur eine accidentelle Erscheinung darstellt, vermag ich bei den fraglichen Muskelfasern ebensowenig sicher zu entscheiden, wie bei den übrigen Muskelfaserarten. Nur möchte ich bemerken, dass ich mitunter beobachtet habe, wie eine und dieselbe Faser beide Formen von Querscheiben haben kann. Zwischen den regelmässig nicht allzu hohen isotropen Segmenten der Säulchen, oder näher bestimmt in der Höhe der Grenze der Querscheiben und der isotropen Segmente treten bei starker Vergrösserung andeutungsweise ganz blasse, bläschenförmige kleinste J-Körner auf, von denen man bei geringerer Vergrösserung eigentlich nichts wahrnehmen kann. Die Zwischenscheiben färben sich etwas dunkler als die umgebenden Teile der Säulchen. Das Endoplasma ist vergleichsweise breit und enthält ausser den Kernen kaum etwaige spezifische (violett) färbbare Einschlüsse.

Indessen wird man fast immer, aber wie es mir scheint, ohne etwaige Regelmässigkeit zwei andere abweichende Formen des vorliegenden Stadiums gewahr. Für beide dieser Formen ist es gegenüber der oben geschilderten Grundform charakteristisch, teils dass die isotropen Segmente der Säulchen deutlich länger und damit auch die Muskelfächer höher sind, teils dass die Querscheiben in der Regel sich nicht durchaus tief violett färben lassen,

sondern in der Mitte sich wenig oder gar nicht spezifisch färben lassen, teils auch endlich, dass die J-Körner nicht sämtlich bläschenförmig oder abgeblasst und verkleinert sind, sondern mehr oder weniger stark violett gefärbt hervortreten und parallel mit ihrer Färbbarkeit vergleichsweise gross sind. Bei der einen der in diesem Sinne abweichenden Form liegen jene J-Körner der Grundmembran sehr nahe an, und hierbei sind die isotropen Segmente der Säulchen weniger weit ausgedehnt. (Eine ähnliche Faser habe ich schon früher abgebildet. — l. c. Arch. f. mikr. Anat., Fig. 26.) Bei der anderen Form sind aber dieselben Segmente sehr lang und hierbei sind die entsprechenden J-Körner von der Grundmembran entfernt, indem sie ungefähr der Mitte der isotropen Streifen entsprechen (Mikrophotogr. 52, Taf. XII). In diesem letzteren Falle stellen die Querreihen der J-Körner die „Pseudonebenscheiben" von Retzius-Heidenhain dar. An Bendagefärbtem Materiale habe ich im Niveau dieser Querreihen von Körnern eine wahre violett gefärbte Engelmannsche Nebenscheibe nicht sehen können. An Alkoholmaterial (Carnoy-Fixierung), das man durch Eisenhämatoxylin gefärbt hat, lassen sich jedoch solche Nebenscheiben sehr deutlich nachweisen, obwohl sie hierbei deutlich schwächer gefärbt werden, als die Querscheiben. (Vergl. Fig. 15 meiner Arbeit in Arch. f. mikr. Anat.) Gleichzeitig sind keine gefärbten J-Körner zu sehen. — Es könnte nun vielleicht nahe liegen, anzunehmen, dass diese abweichenden Formen auch besonders organisierten Muskelfasern entsprechen möchten. Meiner Erfahrung nach dürfte jedoch eine solche Annahme kaum zutreffend sein, weil ich wenigstens sehr oft, wenn auch nicht immer, an einer und derselben Muskelfaser sowohl die hier als die typische dargestellte Gestaltung als auch eine der genannten abweichenden Formen nebeneinander gefunden habe. Für mich hat es sich vielmehr als recht sicher herausgestellt, dass die abweichenden Formen, sei es, dass sie allgemein sein können, jedoch nur mehr zufällige Erscheinungen in der Ausbildung des fakultativen Stadiums darstellen, die durch stärkere Ausdehnung und eine diese begleitende unvollständigere Zufuhr spezifisch färbbarer Materie von seiten der J-Körner zu den Querscheiben zustande kommen. Ich habe hin und wieder, obwohl vielleicht seltener, fast gleich stark extendierte Partien der Muskelfasern gefunden, an denen aber die Querscheiben in ihrer ganzen Länge spezifisch

violett gefärbt waren, während die „Pseudonebenscheiben“ nicht violett färbbar, sondern nur als rötliche Streifen zu sehen waren. — Wie an den Herzmuskelfasern und den Flügelmuskelfasern der Insekten, kann man hin und wieder, wie ich schon oben bemerkt habe, Muskelfasern beobachten, deren Querscheiben in dem fakultativen Stadium einen hellen Hensenschen Streifen zeigen. Diesen scharf begrenzten Streifen darf man aber nicht mit den mittleren ungefärbten Teilen der Querscheiben verwechseln, die bei solchen Fasern zu sehen sind, an denen sich gleichzeitig mit einer färbbaren „Pseudonebenscheibe“ nur die Enden der Querscheiben spezifisch färben lassen.

Sehr oft wird man Bilder gewahr, die den Übergang zwischen dem fakultativen und dem Kontraktionsstadium darstellen. Man findet bei Fasern dieser Art, deren Querscheiben sich durchaus spezifisch färben lassen und also keinen Hensenschen Streifen zeigen, dass während die Muskelfächer niedriger und die Säulchen dicker werden, die Enden der Querscheiben abblassen, sodass nur die mittleren Teile derselben noch die spezifische Färbbarkeit beibehalten. Infolge der Reduktion der isotropen Segmente der Säulchen rücken die blassen J-Körner dicht an die Grundmembranen heran. Jetzt werden diese letzteren intensiv violett gefärbt, während fast gleichzeitig die ganzen Querscheiben sich blasser färben; und so geht das Bild in dasjenige der Kontraktion über. Die noch gefärbten mittleren Teile der Querscheiben gehören also dem Übergang zwischen dem fakultativen Stadium und der Kontraktion, nicht aber der eigentlichen Kontraktion an. Ich möchte dies bemerken, weil Camillo Schneider, der bei zahlreichen Gelegenheiten sich über die Frage der stofflichen Umsetzungen der Muskelfasern geäussert hat, die Meinung zu hegen scheint, dass das Abblassen der Querscheiben beim Übergang in Kontraktion von der Mitte der Scheiben ausginge, wie auch, dass die Regeneration der färbbaren Materie der Querscheiben von derselben Stelle her zustande käme. Nur in der Hinsicht stimmen Schneiders und meine Ergebnisse überein, dass wir beide davon überzeugt sind, dass die spezielle Färbbarkeit der Querscheiben nicht durch eine besondere Dichtigkeit, sondern durch die Entwicklung einer speziellen eiweissartigen

Substanz bedingt sein muss. Schneider entwickelt seine Vorstellungen ausführlich in seiner Arbeit „Vitalismus“ (Leipzig und Wien 1903). Er schreibt u. a.: „Die Streckung der anisotropen Regionen erscheint durch das Auftreten einer“ (bei Eisenhämatoxylinfärbung) „schwärzbaren Substanz in der Fibrille direkt bedingt.“ .... „Umgekehrt würde die Verkürzung der anisotropen Regionen durch Zerfall der schwärzbaren Substanz .... zustande kommen. Die Zerfallsprodukte bleiben in der Fibrille und häufen sich in querer Richtung zur Fibrillenlängsachse zwischen den Teilchen an, derart die Verdickung der Fibrille bedingend. Bei der Streckung werden sie wieder zum Neuaufbau der schwärzbaren Substanz verwendet. Wahrscheinlich wird weder nach aussen, d. h. in die Interfibrillarsubstanz, Substanz abgegeben, noch aus dieser überhaupt Substanz aufgenommen, was ja auch Engelmanns Ansicht ist.“ Wie aus den zitierten Zeilen zu entnehmen ist, differieren auch in betreff der Herstammung der färbbaren Materie der Querscheiben meine und Schneiders Ansichten in allerhöchstem Grade. — Verfolgt man aber den Kontraktionsvorgang bei solchen Muskelfasern, die mehr oder weniger färbbare „Pseudonebenscheiben“ haben, so entspricht das Bild völlig der oben referierten Heidenhainschen Darstellung. Das typische für die Kontraktion ist aber meines Erachtens nicht ein Kontraktionsstreifen, der aus gefärbten J-Körnern zusammengesetzt ist, sondern ein Kontraktionsstreifen, der aus den gefärbten Grundmembranen und Zwischenscheiben besteht, während die J-Körner abgeblasst und verkleinert sind. Gefärbte „geflügelte“ J-Körner jederseits der ungefärbten Grundmembranen gehören der Abfallsphase, dem Regenerationsstadium, an.

Gewisse Skelettmuskelfasern der Insekten haben keine zentrale Endoplasmasäule. Ausserdem kommen noch andere variante Formen der Skelettmuskelfasern vor. Ich finde es indessen in dem vorliegenden Zusammenhange nicht angebracht, auch diese Fasertypen zu berücksichtigen, sondern lasse hier eine Beschreibung derselben fort.

Wie man an den Flügelmuskelfasern der Insekten Fettkörnchen mehr oder weniger reichlich sehen kann, die entweder

in der Umgebung der Grundmembranen liegen, oder auch ausserdem mehr diffus zwischen den Säulchen zerstreut auftreten, so findet man auch an den Skelettmuskelfasern ähnliche fettartige Körperchen. Sie treten mitunter mehr diffus zerstreut auf; gewöhnlich sieht man jedoch dieselben an den Stellen, an denen die J-Körner liegen. Ich möchte besonders davor warnen, bei der Beurteilung der Bilder diese Körnerbildungen für J-Körner zu halten. Besonders in dem Falle, dass man Chromosmiummaterial durch Eisenhämatoxylin gefärbt hat, ist es nicht immer so leicht, die Fettkörner und die J-Körner auseinander zu halten. Wie ich schon oben bei der historischen Darstellung bemerkt habe, hatte Krause im Jahre 1873 osmiumgefärbte Körnchen in der Höhe der Nebenscheiben (und in der Tat die „Pseudonebenscheiben" erzeugend) aufgefunden.

2. Skelettmuskelfasern der Säugetiere.

Wie ich oben an mehreren Stellen hervorgehoben habe, ist es für ein erfolgreiches Studium der Muskelfasern unbedingt notwendig, dass man feinste Schnitte anfertigt und dass man bei der Fixierung auf das genaueste dafür sorge, dass die zur Fixierung kommenden Gewebsstücke so dünn wie möglich sind. Bei der Bearbeitung der Skelettmuskelfasern habe ich infolge dieser Gesichtspunkte das dünne Diaphragma des Kaninchens für meine Studien ausgewählt. Das Diaphragma ist auch insofern vorteilhaft, als es sich in fast stetiger Bewegung befindet. Ich habe zuerst die Fixierungsflüssigkeit (Bendas Fixierung) durch die Aorta injiziert, wonach ich das Diaphragma in leicht ausgespanntem Zustande herauspräpariert und in dem Gefäss aufgehängt habe. Hierdurch habe ich ein Material bekommen, das als sehr wertvoll bezeichnet werden muss. In Kontraktionsstadien sind gewiss die Muskelfächer infolge der Streckung des Materiales weniger stark verkürzt, aber die substanziellen Veränderungen waren — wie übrigens alle anderen Phasen — nichtsdestoweniger völlig derselben Art wie an Material, bei dem die Kontraktion sich ohne etwaige Hindernisse hatte vollziehen können — was wohl einen weiteren Beleg dafür liefern kann, dass die stofflichen Umsetzungen der Körner und ihre Beziehungen zu den Säulchen zusammen mit den Umsetzungen innerhalb der

Säulchen selbst den materiellen Grund der physiologischen Leistungen bilden.

Bei Kontraktion (Mikrophotogr. 53 u. 54, Taf. XII) zeigen die Säulchen an Benda gefärbten Präparaten die eigentümliche bräunliche Farbe, die ich oben als für die Kontraktionsphasen überhaupt recht charakteristisch beschrieben habe. Die Muskelfächer sind (an dem genannten bei Fixierung leicht ausgespannten Materiale) etwas niedriger als in den übrigen Stadien. Die Säulchen zeigen keine spezifische Violettfärbung, ausser an den Stellen der Zwischenscheiben und, obwohl nur schwach angedeutet, an denjenigen der Mittelscheiben. An den Stellen der Fasern, wo die Säulchen weniger dicht aneinander liegen, kann man unzweideutig beobachten, dass in der Höhe der Zwischenscheiben nicht nur diese violett gefärbt sind, sondern auch die zwischen denselben ausgespannten Grundmembranen. In der nächsten Umgebung dieser in solcher Weise kontinuierlichen transversellen und violett gefärbten Streifen tritt eine diffus verbreitete und etwas heller gefärbte, violette Materie auf, die wie aus den Membranen herauszufliessen scheint. Die beiden Arten violett gefärbter Substanz (die eine geformt, die andere ungeformt) bilden die Kontraktionsstreifen. Diese scheinen also auch an den fraglichen Skelettmuskelfasern von derselben Natur zu sein, wie bei den Insekten. An gewissen Stellen dieser Streifen (wie z. B. an der Mikrophotogr. 54) kann man innerhalb dieser letzteren und den interkolumnären Interstitien entsprechend kleine Körnchenbildungen beobachten.

Die Mikrophotographie 55 (Taf. XII) zeigt ein gewissermassen modifiziertes Bild desselben Stadiums, das einen Übergang zu der folgenden Phase bildet. Die Kontraktionsstreifen scheinen etwas breiter und auch dunkler violett gefärbt zu sein, während gleichzeitig dunkel gefärbte Körnchen in grösserer Menge innerhalb derselben hervortreten. Die bräunliche Farbe der Säulchen ist aber noch recht deutlich.

Regenerationsstadium. (Mikrophotogr. 56, Taf. XII und 57, Taf. XIII.) Die bräunliche Farbe der Säulchen ist jetzt nur schwach angedeutet. Die Muskelfächer sind etwas höher als im vorigen Stadium, während gleichzeitig Q von J mehr oder weniger deutlich unterscheidbar ist. Jedoch sind die Querscheiben nicht violett gefärbt. Die violett gefärbten Querbänder

in der Höhe der Grundmembranen und der Zwischenscheiben sind breiter und deutlicher von den Umgebungen als bei der Kontraktion abgesetzt. Innerhalb derselben kann man weder die Grundmembran, noch die Zwischenscheiben beobachten. Anstatt dessen treten innerhalb der violett gefärbten Materie jederseits von den Grundmembranen intensiv violett gefärbte Körnchen hervor, die durch transverselle flügelförmige Fortsätze ineinander übergehen. Die fraglichen Körner entsprechen unzweideutig den Krause-Retziusschen Körnchen jederseits der Grundmembranen und damit auch den von mir als J-Körner bezeichneten granulären Bildungen der Insektenmuskeln. Das Regenerationsstadium der fraglichen Muskelfasern zeigt also betreffs der Säulchen und vor allem der exoplasmatischen Körnerbildungen, der J-Körner, Charaktere, die prinzipiell mit entsprechenden Strukturen aus der Regenerationsphase der Skelettmuskelfasern der Insekten übereinstimmen.

In den Kontraktionsstadien habe ich in der Regel keine spezielle Gruppierung der einzelnen Säulchen unter einander wahrnehmen können — natürlicherweise von der faszikulären Anordnung der kontraktilen Materie abgesehen. Wie aber an der eben demonstrierten Mikrophotogr. 56 der Regenerationsphase zu sehen ist, lässt sich eine Zusammenordnung der Säulchen und zwar am häufigsten zu Paaren nachweisen. Ebensowenig wie an den Flügelmuskelfasern der Neuropteren scheint es mir hier berechtigt zu sein„ bei dieser Gruppierung der kontraktilen Fädchen von aus Fibrillen zusammengesetzten Säulchen zu sprechen. — Ich nehme die Gelegenheit wahr, in diesem Zusammenhange darauf hinzuweisen, dass zwischen den Faszikeln von Säulchen dünne, endoplasmatische, körnertragende Septen vorhanden sind. Die gewöhnlich der Länge nach angeordneten Körnerbildungen dieser Septen darf man nicht mit den interkolumnären, exoplasmatischen J-Körnern verwechseln, was vielleicht der nicht Erfahrene tun könnte.

Endlich möchte ich als ein besonders wichtiges Faktum hervorheben, dass an der Oberfläche der Muskelfasern mit Körnchen dicht angefüllte, abgeplattete, interstitielle Zellen liegen, die — wie schon oben bemerkt worden ist — von meinem Schüler Jvar Thulin (l. c.) beschrieben worden sind. In dem vorhergehenden und noch deutlicher in dem vorliegenden Stadium

scheinen diese von Thulin als Sarkosomozyten bezeichneten Zellen mit spezifisch violett gefärbten Körnchen beladen zu sein. Hier und da (wie an der Mikrophotogr. 57) geht das körnige Protoplasma dieser Zellen in unzweideutiger Weise in die oben geschilderten violett gefärbten Querbänder direkt über. Bilder solcher Art scheinen es mir sehr nahe zu legen, dass diese Zellen bei der Kontraktion und noch mehr bei der Regeneration Substanz an die genannten Querbänder der Fasern liefern. — Wie auch Thulin bemerkt hat, ist das Sarkolemma an den Stellen der Faseroberfläche, wo die Zellkörper der Sarkosomozyten auftreten, nicht zu sehen.

Das Postregenerationsstadium der fraglichen Muskelfasern zeigt, wie auch die Skelettmuskelfasern der Insekten, eigentlich zwei Perioden. Die eine Phase ähnelt in schlagender Weise der entsprechenden Periode des postregenerativen Stadiums bei den Insektenmuskeln. Q und J sind voneinander recht deutlich zu scheiden. Die Muskelfächer sind höher als im Regenerationsstadium; die Querscheiben nicht spezifisch violett gefärbt. Die Zwischenscheiben zeigen keine deutliche Farbenuance. Wie an dem zunächst vorhergehenden Stadium sind die Säulchen paarweise gruppiert. Anstatt der violett gefärbten Querbänder mit kleinen J-Körnern jederseits von den Grundmembranen, wie bei der Regeneration, treten vergleichsweise grosse runde und intensiv violett gefärbte J-Körner auf, und zwar an jeder Seite der genannten Membranen (Mikrophotogr. 58 und 59, Taf. XIII).

Wie aus der Mikrophotogr. 60 (Taf. XIII) deutlich zu ersehen ist, lassen sich die oben erwähnten interstitiellen Zellen (die Sarkosomozyten) an der Oberfläche der Muskelfasern sehr schön darstellen, sind aber in diesem Stadium weniger abgeplattet, sondern mehr von praller Form, — wahrscheinlich infolge der verringerten Dicke der Muskelfasern. Wie an derselben Mikrophotographie beobachtet werden kann (links oben), sind diese Zellen mit intensiv violett gefärbten Körnchen beladen, die deutlich in die J-Körner überfliessen können (bei ×). — Es scheint mir sehr wahrscheinlich zu sein, dass die Sarkosomozyten meinen Trophozyten entsprechen, die die Trophospongien erzeugen. Diese Zellen würden also meines Erachtens sowohl die so charakteristisch geformten Trophospongien bilden, die an jeder Seite der

Grundmembranen auftreten und die in keiner Phase der Tätigkeit vermisst werden, als auch unter der Form einer Art Sekretion Stoffe zwischen den paarweise angeordneten Trophospongien der Muskelfasern überliefern. Ich habe schon in einer früheren Arbeit (l. c.) gezeigt, dass die Trophospongien der Herzmuskelfasern bei den Säugetieren mit den interstitiellen Zellen direkt verbunden sind, die zwischen die Oberfläche der Fasern und die anliegenden Blutkapillaren eingeschoben liegen. Diese Verhältnisse lassen sich durch die Chromsilbermethode nachweisen. In der Tat meine ich nun ähnliche Zellen wie die Thulinschen Sarkosomozyten auch bei den Herzmuskelfasern wiedergefunden zu haben, wo sie, wie auch die Thulinschen Zellen bei den Skelettmuskelfasern, zwischen den Fasern und den angehörigen Blutkapillaren eingeschoben liegen. Bei der oben gelieferten Besprechung der Herzmuskelfasern habe ich indessen diesen Befund nicht erwähnt, teils weil meine Erfahrung in dieser Hinsicht noch ungenügend ist, teils auch weil ich überhaupt in betreff der fraglichen interstitiellen Zellen keine näheren Angaben liefern will, um nicht den diesbezüglichen fortschreitenden Forschungen Thulins im Wege zu stehen. — Es ist sehr bemerkenswert, dass die Körnchenablagerungen innerhalb der Sarkosomozyten verschiedene Grösse zeigen können, und zwar so, dass in Kontraktion und Regeneration die Körnchen von ungleicher Grösse sind, indem sie teils klein, teils in der Form von Schollen auftreten. In dem postregenerativen Stadium dagegen zeigen die Körnchen ungefähr dieselbe Grösse wie die J-Körner der entsprechenden Muskelfasern. Es sind nicht am wenigsten diese unter Umständen identischen Grössenverhältnisse, die für Thulin ausschlaggebend waren, als er die Auffassung vertrat, dass die Sarkosomozyten die J-Körner den Muskelfasern überliefern, und infolgedessen diesen Zellen eine entsprechende Bezeichnung gab. Meines Erachtens sind aber die fraglichen Zellen keine Sarkosomozyten oder Sarkosomoblasten, weil die J-Körner sicherlich den Muskelfasern angehören, sondern stellen eher nutritive Elemente, Trophozyten her, die die Aufgabe zu haben scheinen, färbbare Materie, sei es in der Form von Granulationen, den exoplasmatischen Körnern, hier den J-Körnern, zu überliefern. Hiermit ist selbstredend das Verdienst Thulins nicht im

geringsten verringert. Er hat vielmehr das entdeckt, was ich selbst schon seit Jahren vergeblich gesucht habe und was auch kein anderer Forscher hat auffinden können, nämlich ein in seinen morphologischen Einzelheiten unwiderlegliches Beispiel nutritiver Elemente, Trophozyten, die im Dienste funktionell hochstehender Zellformen, hier der Muskelfasern, stehen. Die Richtigkeit meiner Trophospongienlehre, die quergestreiften Muskelfasern betreffend, hat Thulin also mit derselben, ja noch grösserer Exaktheit bewiesen, wie unlängst Anton Nemiloff (aus Dogiels Laboratorium) bezüglich der Nervenzellen.

Man kann aber, wie gesagt, noch eine zweite Phase des postregenerativen Stadiums regelmässig beobachten. Dieselbe unterscheidet sich dadurch von der ersten Phase, dass in Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei der entsprechenden Periode der Skelettmuskelfasern der Insekten die J-Körner nicht ganz rund sind, sondern mit flügel- oder fadenförmigen Fortsätzen versehen sind, die sich zwischen naheliegenden Paaren von Querscheiben emporschieben, um mit ähnlichen Fortsätzen anderer J-Körner direkt zu verschmelzen (Mikrophotogr. 61 und 62, Taf. XIII). Gleichzeitig mit dem Auftreten dieser ausfliessenden Fortsätze der J-Körner nehmen diese letzteren vergleichsweise kleinere Dimensionen an als während der ersten Phase des postregenerativen Stadiums. Das charakteristische der vorliegenden Phase ist deshalb, dass die Querscheiben von mehr oder weniger vollständigen Scheiden einer aus den J-Körnern ausfliessenden Materie umfasst werden. — Es sind eben diese Fortsätze der J-Körner und auch die gewissermassen ähnlich aussehenden Flügel derselben Körner der Regeneration, die Arnold und auch Regaud und Favre zu dem irrigen Vergleiche derselben mit den Trophospongiennetzen verleitet haben. Wie ich aber schon oben bemerkt habe, lassen sich die Trophospongien durch die Golgische Chromsilbermethode während sämtlicher Phasen der Aktivität der Muskelfasern nachweisen, was ja mit den Fortsätzen der J-Körner nicht der Fall ist. Wer sich übrigens eine persönliche Erfahrung im Studium der Chromsilbernetze verschafft hat, kann sicher niemals einer Identifizierung derselben mit den J-Körner-Fortsätzen beipflichten.

Es darf endlich hier, wie bei den Skelettmuskelfasern der Insekten, zugefügt werden, dass die Regeneration und die beiden

postregenerativen Perioden miteinander verschmelzen können, was wohl von der Intensität der Muskeltätigkeit bedingt sein könnte.

Das fakultative Stadium, das der Extension der Autoren entspricht, zeigt die Säulchen, wie vorher in dem postregenerativen und gewissermassen auch in dem regenerativen Stadium, paarweise angeordnet. Die Querscheiben sind spezifisch (violett) gefärbt. Die Zwischenscheiben und oft auch die Grundmembranen treten einigermaßen besser hervor als in dem zunächst vorhergehenden Stadium. Die J-Körner sind aber völlig abgeblasst und können nur hier und da andeutungsweise als kleinste helle Bläschen wahrgenommen werden (Mikrophotogr. 63 und 64, Taf. XIII). Wie an den Skelettmuskelfasern der Insekten können auch hier Fasern mit und Fasern ohne einen Hensenschen Streifen beobachtet werden. Die Sarkosomozyten (Trophozyten) sind mit Körnchen versehen, die aber nur rötlich und nicht violett gefärbt sind. Die Mikrophotographie 64 gibt einen Schnitt wieder, der diese Zellen in grosser Ausdehnung zeigt. Sie füllen die Zwischenräume zwischen den die Muskelfasern umspinnenden Blutkapillaren völlig aus und scheinen in allernächster Beziehung sowohl zu den Blutkapillaren als auch zu den Muskelfasern zu stehen, was übrigens schon vorher Thulin hervorgehoben hat.

Die Mikrophotographie 65 (Taf. XIII) zeigt Ablagerungen von Fettkörnchen, die deutlich topographisch zu den Querbändern jederseits der Grundmembranen gehören. Sie dürften wohl genetisch von derselben Natur sein, wie die entsprechenden Fettbildungen bei den Flügelmuskelfasern der Netzflügler. Sie dürften also, meines Erachtens, fettartige degenerative Abscheidungen der exoplasmatischen Körner sein.

Sehen wir auf meine Befunde bei den Skelettmuskelfasern der Insekten und der Säugetiere zurück, so wird wohl jedermann einleuchten, dass sowohl die einzelnen Phasen stofflicher Umsetzungen sich bei den Muskeln aus verschiedenen Tierordnungen übereinstimmend gestalten, als auch dass in prinzipieller Hinsicht diese Umsetzungen durch dieselben Gesetze wie bei den Flügelmuskelfasern der Insekten und den Herzmuskelfasern verschiedener Tiere reguliert werden müssen. Ich habe in der Darstellung die Bemerkung eingefügt, dass gewisse stoffliche

Umsetzungsstadien miteinander zur Bildung abweichender Phasen verschmelzen können (so die regenerativen und postregenerativen Stadien); und es ist ja auch selbstverständlich, dass ausserdem allerlei Übergänge existieren müssen zwischen den typischen Stadien. Hierhin gehört auch die bei den Insekten oft zur Beobachtung kommende unvollständige Entfärbung der J-Körner und die damit parallel gehende unvollständige spezifische Färbung der Querscheiben in dem fakultativen Stadium, wodurch für die Insektenmuskeln eigene „Pseudonebenscheiben" hervorgebracht werden. Es versteht sich ja auch von selbst, dass die im fakultativen Stadium noch spezifisch gefärbten J-Körner in dem nachfolgenden Kontraktionsstadium ihre Färbbarkeit beibehalten, infolgedessen dieses Stadium ein nicht typisches, ein unregelmässiges Aussehen bekommt, das gewissermaßen an das folgende regenerative Stadium erinnert. — Aus dieser grossen Mannigfaltigkeit der Bilder habe ich indessen versucht, die extremsten, die am meisten typischen derselben auszuwählen und in einer natürlichen Reihe anzuordnen — gestützt auf die sicheren Befunde an den Flügelmuskelfasern der Neuropteren. Ich habe vor der Bearbeitung meiner Befunde mir eine möglichst reiche Erfahrung zu verschaffen versucht, und da ich meine Vorstellungen über den Gang der stofflichen Umsetzungen überall an den Präparaten der verschiedensten Tiere bestätigt gefunden habe, so habe ich mich endlich von der Richtigkeit meiner Auffassung überzeugt und habe dieselbe hier in gedrängter Form wiedergegeben. Dass ich überall dieselben typischen Veränderungen wie einen durchlaufenden roten Faden in der überraschenden Menge varianter Bilder wiedergefunden habe, hat natürlicherweise die Überzeugung noch weiter befestigt, dass ich den wahren Verhältnissen auf die Spur gekommen bin.

Rückblick.

Ich möchte endlich die allgemeineren Züge meiner oben dargelegten Resultate zusammenzustellen versuchen. Was dann zuerst die einzelnen Befunde an sich betrifft, so fühle ich mich zu der Behauptung berechtigt, dass, wenn sie auch selbstverständlich lückenhaft sind, sie doch im wesentlichen tatsächlichen Verhältnissen entsprechen; und da sie ja in so weiter Ausdehnung neue

Beiträge zu unserer Kenntnis von der feineren Struktur der quergestreiften Muskelfasern bringen, so müssen sie jedenfalls von nicht geringem Wert sein. Ich habe doch nicht umhin können, auf meinen Befunden persönliche Vorstellungen über die funktionelle Bedeutung der verschiedenen von mir beobachteten morphologischen Umgestaltungen aufzubauen; und wenn ich mich auch für befugt halte, diese Ideen meiner Abhandlung beizulegen, so bin ich doch natürlich ohne weiteres damit einverstanden, dass das Hinfälligste meiner hier vorgelegten Arbeit eben die Ideen sind, die ich an meine Befunde anknüpfen wollte. Die sogenannten objektiven Befunde können bestehen, die Vorstellungen bezüglich derselben verändern aber ihre Gestalt je nach der Korrektur und der Vervollständigung derselben. So ist es immer gewesen, und so wird es auch sicher immer geschehen. Und trotzdem ist es wohl fraglich, ob die konzipierten Vorstellungen an der Entwicklung der exakten Naturwissenschaften den geringsten Anteil haben. Jedenfalls können sie neue Gesichtspunkte und neue Fragestellungen hervorrufen; und der Schöpfer von Ideen, die einen tatsächlichen Grund haben, darf nicht deshalb seine Ideen zurückhalten, dass er auf Widerspruch gefasst sein muss.

Ich hege meinesteils die Meinung, dass mein wichtigster Beitrag der Nachweis ist, dass die Körnerbildungen der quergestreiften Muskelfasern weit inniger in das Spiel der stofflichen Umsetzungen und damit auch in die funktionellen Leistungen dieser Faser eingreifen, als man früher Veranlassung hatte, zu vermuten. Im Zusammenhange hiermit ist auch von wesentlicher Bedeutung der Nachweis der offensichtlichen Teilung der Muskelgranulationen in solche, die in intimster Beziehung zu den Säulchen stehen und sicherlich als spezielle Organelle der Fasern anzusehen sind (exoplasmatische Körner), und solche, die mehr transitorischer Natur sind, indem sie ein Material darzustellen scheinen, das teilweise von den exoplasmatischen Körnern aufgespeichert und — wahrscheinlich mit etwaiger modifizierter Zusammensetzung — durch diese den anisotropen Segmenten der Säulchen überliefert wird (endoplasmatische Körner ergastischer Natur). Die Exoplasmakörner kann man teils als Q-Körner, teils als J-Körner bezeichnen, je nachdem sie in ihrer Orientierung den Querscheiben oder den isotropen Segmenten der Säulchen entsprechen. Beide Arten Exoplasmakörner

haben jedoch in ihren speziellen Leistungen zu den Querscheiben Beziehung. Je nach der Schnelligkeit und überhaupt der Intensität der Muskeltätigkeit scheinen die Exoplasmakörner verschiedene Lagerung zu den verschiedenen Segmenten der Säulchen zu besitzen, wie auch die Entwicklung der isotropen Streifen ungleich weit gehen kann. Bei den Flügelmuskelfasern der Neuropteren, wie auch bei den denselben morphologisch am nächsten stehenden Herzmuskelfasern verschiedener Tiere, sind die isotropen Segmente der Säulchen mittelhohe und die Exoplasmakörner entsprechen in ihrer Lage und Ausdehnung genau den Querscheiben. Bei den Flügelmuskelfasern der Hymenopteren dagegen, wo die Muskeltätigkeit unvergleichlich schneller und intensiver ist, als bei den oben genannten Muskelfaserarten, sind die isotropen Streifen minimal, wogegen der breite Hensensche Streifen die Querscheiben in zwei wohl geschiedene Hälften zerteilt. Bei diesen Muskelfasern entsprechen die einzelnen Q-Körner genau je einer der beiden Hälften der Querscheiben. Die Skelettmuskelfasern wiederum, die in der Regel nicht intensiver und kontinuierlicher arbeiten, sondern vergleichsweise nur mehr zufälligerweise oder wenigstens nicht rhythmisch tätig sind, zeigen sehr hohe isotrope Streifen, denen gegenüber die Exoplasmakörner, die J-Körner, liegen. (Es könnte ja vielleicht angenommen werden, dass es eben diese Lagerung der J-Körner gegenüber den Säulchen sei, die die Eigentümlichkeit unter Umständen hervorruft, dass die J-Körner eine nur unvollständige Beziehung zu den Querscheiben zeigen und gleichzeitig als eine „Pseudonebenscheibe" hervortreten können). Ein Hensenscher Streifen, jedoch weit schmäler, als bei den Flügelmuskelfasern der Hymenopteren, kann gewissen Fasern sowohl der Flügelmuskeln der Neuropteren und der Herzmuskeln, als auch der Skelettmuskeln eigen sein. Er scheint mir doch nicht völlig mit dem Hensenschen Streifen der genannten Hymenopterenmuskeln vergleichbar zu sein. Bei den letzteren entsprechen nämlich die Trophospongien (die trachealen Endverzweigungen) diesen Streifen, was für die übrigen Muskelfasern nirgends der Fall ist.

Ich habe zahlreiche und, wie es mir scheint, auch teilweise unwiderlegliche Belege für die Richtigkeit meiner Vorstellung gebracht, dass die exoplasmatischen Körner gewisse speziell

färbbare Stoffe den Querscheiben zu überliefern haben, wodurch die ähnliche spezielle Färbbarkeit dieser Scheiben in gewissen Zuständen stofflicher Umsetzungen bedingt wird. Ich verweise betreffs dieser Belege auf die obenstehenden Darstellungen. Hier möchte ich nur daran erinnern, dass unter diesen verschiedenartigen Belegen auch direkte Befunde von einem Überfliessen solcher Stoffe zwischen Querscheiben und Exoplasmakörnern vorhanden sind. Es darf wohl ausser jedem Zweifel stehen, dass die genannte speziell färbbare Materie eiweissartiger Natur sein muss. Dass nun weiter diese Materie für die besondere Zelltätigkeit notwendig ist, die den quergestreiften Muskelfasern zukommt, scheint mir teils aus gewissen Ermüdungsversuchen an den Flügelmuskelfasern der Neuropteren (s. oben) hervorzugehen, teils auch aus dem Verhalten, dass sie die Querscheiben konstant dann imprägniert, wenn die Fasern nicht kontrahiert sind, während dieselbe Materie im Zusammenhange mit der Kontraktion ebenso regelmässig morphologisch verschwindet. Desgleichen entwickelt sich ohne jegliche Ausnahme der Kontraktionszustand stets aus einem Stadium, in dem die Querscheiben die genannte spezielle Färbbarkeit aufweisen.

Unter den Physiologen herrscht gegenwärtig die Vorstellung, dass je nach der Art der Nahrung die eine oder andere Gruppe chemischer Stoffe bei der Muskeltätigkeit hauptsächlich angegriffen werden soll. So leisten die Fleischfresser ihre Muskelarbeit auf Kosten des Eiweisses und des Fettes, die Pflanzenfresser auf Kosten der Kohlenhydrate. Es scheint nun aber fraglich, ob die objektive morphologische Beobachtung ohne weiteres diese Vorstellung stützen kann. Die Arnoldschen Befunde (s. oben), die ich durchaus bestätigen kann, haben gezeigt, dass wohl die Sarkosomen Glykogen tragen können, nicht aber die Querscheiben; und meine oben dargelegten Befunde sowohl von Pflanzen- als Fleischfressern müssen unwiderleglich an die Hand geben, dass es irgend welche eiweissartigen Substanzen sind, die stets von den Sarkosomen den Querscheiben überliefert werden und die für die Kontraktionserscheinungen notwendig sind.

Ich erlaube mir auch die Meinung zu hegen und auszusprechen, dass es mir gelungen ist nachzuweisen, auf welchen Wegen die exoplasmatischen Körner ihre speziell färbbare Materie bekommen. Was dann zuerst den sog. „Kontraktionsstreifen“ betrifft,

so vermeine ich, dass ich mit grosser Wahrscheinlichkeit dargelegt habe, dass diese Streifen bei allen Arten Muskelfasern immer derselben Natur sind, und zwar dass sie nicht aus Querreihen von J-Körnern bestehen, auch nicht durch eine Umkehr der Färbbarkeit der Säulchen bedingt werden, sondern dass ihr Vorhandensein einer Modifikation der Grundmembranen in erster Linie zu verdanken ist, wozu noch eine spezielle Färbbarkeit der Zwischenscheiben hinzukommt. Die Kontraktionsstreifen, die zunächst nur dem aufsteigenden Teile der Zuckungskurve angehören, werden hervorgerufen durch eine materielle Umgestaltung der Grundmembranen, die in keiner anderen Phase der stofflichen Veränderungen der Muskelfasern in gleichem Maße wiederzufinden ist. Diese materielle Veränderung manifestiert sich morphologisch durch eine spezielle Färbbarkeit, während gleichzeitig die fraglichen Membranen vergleichsweise dicker werden. Die Substanz, die den verdickten Grundmembranen ihre besonderen tinktoriellen Eigenschaften verleiht, scheint sich indessen nicht nur im Gebiete dieser Membranen zu halten, sondern fliesst sozusagen über und diffundiert teils und vornehmlich in das Endoplasma, teils in die zunächst anliegenden Teile der interkolumnären Interstitien hinein, während gleichzeitig auch die Zwischenscheiben eine entsprechende Färbbarkeit bekommen. Dass die Grundmembranen in der Tat Wege stofflicher Transporte darstellen und aus ihnen diese Stoffe auch diffundieren, scheint mir daraus hervorzugehen, dass den Grundmembranen anliegende Granula aus denselben ähnlich färbbare Stoffe absorbieren können. So bei den Skelettmuskelfasern, wo die dicht anliegenden J-Körner ähnlich färbbare Materie aus den Grundmembranen aufsaugen können; so auch und vor allem bei sämtlichen Muskelfaserarten mit zentraler Endoplasmasäule; denn ihre morphologischen Bilder geben ziemlich sicher an die Hand, dass die färbbaren endoplasmatischen Einschlüsse im wesentlichen Teile aus den mit speziell färbbaren Stoffen beladenen Grundmembranen stammen. Ich habe oben Befunde beschrieben, die wohl nahe legen müssen, dass die übrigen mit den Grundmembranen analogen Quermembranen der Muskelfasern gewissermaßen eine ähnliche Aufgabe zu erfüllen haben, nämlich als Wege stofflicher Transporte zu dienen. Infolgedessen habe ich vorgeschlagen, diese Quermembranen als Plasmophoren zu bezeichnen. Was nun die Grundmembranen

zunächst anbetrifft, so möchte ich glauben, dass sie Wege stofflicher Importe bilden. Die Kontraktionsstreifen würden also bedeuten, dass im Zusammenhange mit der Kontraktion, mit dem in der einen oder anderen Weise erfolgenden Verschwinden der speziell färbbaren Materie der Querscheiben, neue Materie von aussen her absorbiert wird. Diese Materie geht hierbei in die interkolumnären Interstitien und in das Endoplasma über; und so beginnt der Abfall der Zuckungskurve, die meiner Auffassung nach eine andere Bedeutung betreffs der stofflichen Umsetzungen haben muss. Im Beginn dieser Abfallsphase ist noch der Kontraktionsstreifen zu sehen, wie auch die färbbaren Einschlüsse des Endoplasmas stetig zunehmen. Also dürfte meines Erachtens noch ein stofflicher Import vor sich gehen. Das typische der Abfallsphase ist aber die Herstellung speziell färbbarer Querbänder, die interkolumnär verlaufen und die in ihrer Lage immer der Orientierung der exoplasmatischen Körner (der J-Körner und Q-Körner) entsprechen. Diese Querbänder stellen eigentlich quere Scheiben speziell färbbarer Materie dar, deren Herkunft sich sicherlich (wenigstens zum Teil) vom Endoplasma ableitet, indem in typischer Weise die endoplasmatischen Granulationen in sie direkt überfliessen. Diese Querbänder, die also auch das Endoplasma durchsetzen, können deutlicherweise in intimstem Zusammenhange mit den Kernen stehen. Sie füllen desgleichen die Zwischenräume zwischen den entsprechenden Teilen der Säulchen völlig aus und schliessen damit auch die exoplasmatischen Körner ein. Wenn diese Querbänder sich zu entwickeln beginnen, werden gleichzeitig die betreffenden exoplasmatischen Körner ähnlich gefärbt wie die Querbänder selbst, während sie in Kontraktion (bei dem aufsteigenden Teile der Zuckungskurve) noch ungefärbt waren. Bald beginnen indessen die Querbänder zu verschwinden, während die betreffenden Exoplasmakörner ihre grösste spezielle Färbbarkeit erreichen und gleichzeitig auch ihren grössten Umfang zeigen. Schliesslich bleiben von der speziell färbbaren interkolumnären Materie nur die intensiv gefärbten organisierten Exoplasmakörner übrig; und damit ist auch die Abfallsphase beendigt. Diese successiv sich entwickelnden Bilder haben bei mir die sicherlich wohlbegründete Vorstellung erweckt, dass die Abfallsphase eigentlich eine regenerative Periode hinsichtlich des färbbaren

Inhaltes der Exoplasmakörner darstellt, und habe ich sie deshalb als auch Regenerationsstadium bezeichnet. Ich stelle mir also die regenerativen Prozesse folgendermassen vor. In der Kontraktion werden Stoffe unter Vermittlung der Grundmembranen („Kontraktionsstreifen") von aussen her aufgenommen, die in überwiegender Menge dem Endoplasma zugeführt werden. Dieser Bestandteil der Muskelfaser stellt entweder eine zentrale Säule dar, die ringsum durch die kontraktile exoplasmatische Zone umfasst wird, oder auch ist er repräsentiert durch dünnere oder grössere Septen, die die Fülle der Säulchen in Faszikel gliedern. Das Endoplasma enthält immer die Muskelkerne. Die genannten aufgenommenen Stoffe werden wahrscheinlich im Endoplasma bezw. unter Einwirkung von der Seite der Kerne in irgend einer Weise umgesetzt, und fliessen dann in die exoplasmatischen interkolumnären Interstitien als regenerative Querbänder hinein, wo sie von den exoplasmatischen organisierten Körnern aufgespeichert werden. Ich glaube kaum, dass diese Deutung der mikroskopischen Bilder sich nach ihrem allgemeineren Inhalte als misslungen herausstellen wird. Ich kann übrigens noch an eine nicht unwichtige Stütze meiner Auffassung, dass das Regenerationsstadium tatsächlich einer regenerativen Periode entsprechen muss, erinnern. Ich habe nämlich bei Besprechung der Herzmuskelfasern der Crustaceen und der Säugetiere bemerkt, dass man bei diastolischen und stillstehenden Herzen sämtliche Phasen stofflicher Umsetzungen beobachten kann, ausser der regenerativen Periode, die man stets vergebens sucht. Früher hat man die am meisten hervortretende Struktur des Regenerationsstadiums, nämlich die regenerativen Querbänder — soweit man früher diese Struktur überhaupt beobachtet hat — bei den Skelettmuskelfasern fälschlich als einen „Kontraktionsstreifen" angesehen. Zwischen das Regenerationsstadium und das Stadium, aus dem die Kontraktion sich entwickeln kann, und das sich dadurch auszeichnet, dass die Querscheiben speziell färbbar sind, während die zunächst anliegenden Exoplasmakörner sich nicht speziell färben lassen, schiebt sich ein Stadium ein, das sich durch eine intensive spezielle Färbbarkeit der Exoplasmakörner und durch ein, in der Regel wenigstens, sehr dünnes, homogenes Aussehen der Säulchen und betreffs der Querscheiben durch eine vollständige Abwesenheit spezieller Färbbarkeit auszeichnet. Ich habe dieses Stadium als

ein Postregenerationsstadium bezeichnet. Es dürfte regelmässig einem Ruhestadium entsprechen, jedenfalls einem Zwischenstadium zwischen dem regenerativen Stadium und demjenigen, aus dem die Kontraktion hervorgehen kann; denn aus dem postregenerativen Stadium kann unmittelbar keine Kontraktion ausgelöst werden. Bevor dies nämlich geschehen kann, muss die Muskelfaser aus dem postregenerativen in das Stadium transformiert werden, in dem die exoplasmatischen Körner ihre speziell färbbare Materie den Querscheiben überliefert haben. Weil zuerst dieses Stadium zur Kontraktion fähig ist, habe ich dasselbe als ein fakultatives Stadium bezeichnet. — Ich vermute, dass mein postregeneratives Stadium der „Auflösungsphase" von Merkel entsprechen dürfte.

Die verschiedenen Phasen stofflicher Umsetzungen, die ich also habe nachweisen können, schliessen in sich die gegenwärtige Einteilung der Tätigkeitszustände der quergestreiften Muskelfasern in Extension (Auflösung [von den meisten Autoren in Abrede gestellt]) und Kontraktion ein. Diese einfachere, unvollständigere Einteilung, die auch mit den landläufigen Vorstellungen betreffs der materiellen Unterlage der physiologischen Leistungen der Fasern zusammenfällt, ist meines Erachtens allzu eng und auch wenig kennzeichnend hinsichtlich der wahrnehmbaren stofflichen Umsetzungen und erfordert infolgedessen eine Revision, die sich in der Richtung bewegen dürfte, die ich durch meine vorgeschlagenen Bezeichnungen angezeigt habe.

Im Sommer 1909.

Erklärung der Mikrophotographien auf Taf. VIII—XIII.

Sämtliche Mikrophotographien sind von dem Verfasser hergestellt. Sie sind nicht retouchiert worden.

Fig. 1. Quergeschnittene Flügelmuskelfasern von Libellula. Vergröss. ca. 1750 mal. Bei 1 Endoplasma; bei 2 radiär angeordnete, blattähnliche Säulchen; bei 3 exoplasmatische Q-Körner. Postregeneratives Stadium. Fixierung der Fasern durch Johnssons Reagenz. Färbung durch Eisenalaunhämatoxylin-Thiazinrot-R.

Fig. 2. Längsgeschnittene Flügelmuskelfasern von Libellula. Vergröss. und Behandl. wie in Fig. 1. Bei 1 exoplasmatische Q-Körner; bei 2 paarweise angeordnete Säulchen. Postregeneratives Stadium.

Fig. 3. Quergeschnittene Flügelmuskelfasern von Libellula. Vergröss. und Behandl. wie bei den vorigen Figuren. Bei 1 exoplasmatische Q-Körner; bei 2 Säulchen. Fakultatives Stadium.

Fig. 4. Längsgeschnittene Flügelmuskelfasern von Libellula. Vergröss. und Behandl. wie oben. Fakultatives Stadium. Bei 1 exoplasmatische Q-Körner; bei 2 Querscheiben der Säulchen.

Fig. 5a. Dasselbe wie in Fig. 4.

Fig. 5b. Dasselbe wie in Fig. 5a. Die Säulchen sind paarweise angeordnet.

Fig. 5c. Dasselbe wie in Figg. 5a u. b. Die Säulchen treten teils einfach, teils paarweise angeordnet auf.

Fig. 6a. Dasselbe wie in Figg. 4 und 5. An mehreren Stellen sehen die blasigen Q-Körner wie halbiert aus.

Fig. 6b. Dasselbe wie in Fig. 6a. Die Säulchen liegen paarweise. Die blasigen Q-Körner erreichen die Grundmembranen, in denen Fettkörnchen auftreten.

Fig. 7. Quergeschnittene Flügelmuskelfasern von Libellula. Vergröss. ca. 1750 mal. Behandlung d. Präparates wie oben. Bei 1 interkolumnäre Materie mit Q-Körnern; bei 2 Säulchen. Kontraktion.

Fig. 8. Längsgeschnittene Flügelmuskelfasern von Libellula. Vergröss. und Behandl. wie oben. Bei 1 Q-Körner; bei 2 Kerne im Endoplasma; bei 3 Kontraktionsstreifen (gefärbte Grundmembranen und Zwischenscheiben); bei 4 aus den Kontraktionsstreifen ausfliessende interkolumnäre Materie. Kontraktion.

Fig. 9. Dasselbe wie in Fig. 8.

Fig. 10. Von einer längsgeschnittenen Flügelmuskelfaser von Libellula. Vergröss. und Behandl. wie oben. Kontraktion. Man sieht die blasigen Q-Körner, die in ihrer Länge der Höhe der Muskelfächer entsprechen.

Fig. 11. Quergeschnittene Flügelmuskelfasern von Libellula. Vergröss. und Behandl. wie oben. Kontraktion mit Uebergang zu der folgenden Regeneration (links). Bei 1 Säulchen; bei 2 interkolumnäre Materie mit Q-Körnern.

Fig. 12. Quergeschnittene Flügelmuskelfasern von Libellula. Vergröss. und Behandl. wie oben. Regeneration (zweite Phase der Kontraktion).

Fig. 13. Quergeschnittene Flügelmuskelfasern von Libellula. Vergröss. und Behandlung wie oben. Bei 1 eine Faser in Regeneration; bei 2 eine Faser in postregenerativem Stadium.

Fig. 14. Längsgeschnittene Flügelmuskelfasern von Libellula. Vergröss. und Behandl. wie oben. Kontraktion. Die Kerne mit seitlichen Zacken, die in die Kontraktionsstreifen übergehen.

Fig. 15. Längsgeschnittene Flügelmuskelfasern von Libellula. Vergröss. und Behandl. wie oben. Anfang der Regeneration. Bei 1 Endoplasma; bei 2 gefärbte Zwischenscheiben; bei 3 Bänder gefärbter interkolumnärer Materie mit Q-Körnern.

Fig. 16. Längsgeschnittene Flügelmuskelfasern von Libellula. Vergröss. und Behandl. wie oben. Regeneration. Bei 1 Endoplasma; bei 2 Bänder gefärbter interkolumnärer Materie mit Q-Körnern. Kein Kontraktionsstreifen.

Fig. 17. Längsgeschnittene Flügelmuskelfasern von Libellula. Vergröss. und Behandl. wie oben. Regeneration. Die Endoplasmaschollen (bei 1) fliessen in die interkolumnären Querbänder (bei 2) direkt über. Die noch etwas vakuolisierten Q-Körner sind innerhalb der interkolumnären Querbänder sichtbar.

Fig. 18. Quergeschnittene Flügelmuskelfasern von Libellula. Vergröss. und Behandl. wie oben. Experimentell hervorgerufene Erschöpfung. Postregeneratives Stadium. Vergl. Fig. 1.

Fig. 19. Quergeschnittene Flügelmuskelfasern von Libellula. Vergröss. und Behandl. wie oben. Erschöpfung. Postregeneration. Die linke Faser mit zwei Kernen; die rechte zeigt zunächst einen Übergang zwischen Postregeneration und fakultativem Stadium.

Fig. 20. Dasselbe wie Fig. 18 und 19.

Fig. 21. Von einer längsgeschnittenen Flügelmuskelfaser von Libellula. Vergröss. und Behandl. wie oben. Postregeneration. Das Tier war in Kälte und Dunkel gehalten worden.

Fig. 22. Längsgeschnittene Flügelmuskelfasern von Sympetun. Vergröss. und Behandl. wie oben. Kontraktion. Kontraktionsstreifen nur schwach gefärbt. Reizung durch faradischen Strom.

Fig. 23. Längsgeschnittene Flügelmuskelfaser von Libellula, Vergröss. und Behandl. wie oben Regeneration. Anstatt der regelmässigen interkolumnären Querbünder nur unregelmässige Schollen, die in die Quermembranen in der Höhe der Mitte und der Enden der Querscheiben (rechts unten) überzufliessen scheinen. Behandlung des Tieres durch 1 % NaCl.-Lösung.

Fig. 24. Längsgeschnittene Flügelmuskelfasern von Bombus. Vergröss. 1500 mal. Behandl. des Präparates durch Bendas Fixierung und Färbung. Kontraktion (Regeneration).

Fig. 25. Dasselbe.

Fig. 26. Dasselbe. Übergang zwischen Regeneration und Postregeneration.

Fig. 27. Längsgeschnittene Flügelmuskelfaser von Bombus. Vergröss. und Behandl. wie bei der obenstehenden Figur. Postregeneration.

Fig. 28. Längsgeschnittene Flügelmuskelfaser von Bombus. Vergröss. und Behandl. wie oben. Bei 1 die Zwischenscheiben; bei 2 der Hensensche Streifen. Fakultatives Stadium.

Fig. 29. Von einer längsgeschnittenen Flügelmuskelfaser von Bombus. Vergröss. und Behandl. wie oben. Bei × Verschmelzen des färbbaren Inhaltes der Q-Körner mit den Querscheiben.

Fig. 30. Längsgeschnittene Flügelmuskelfaser eines abweichenden Typus von Bombus. Vergröss. und Behandl. wie oben. Fakultatives Stadium.

Fig. 31. Längsgeschnittene Flügelmuskelfaser eines andern abweichenden Typus von Bombus. Vergröss. und Behandl. wie oben. Fakultatives Stadium.

Fig. 32. Längsgeschnittene Flügelmuskelfaser von Tabanus. Vergröss. und Behandl. wie oben. Regeneration.

Fig. 33. Dasselbe von Laphria. Bei × das negative Bild eintretender gröberer Trachealstämme.

Fig. 34. Von einer Herzmuskelfaser von Astacus. Vergröss. 1500 mal. Behandlung des Präparates mit Benda s Fixierung und Färbung. Kontraktion.

Fig. 35. Von einer Herzmuskelfaser von Astacus. Vergröss. und Behandl. wie oben. Regeneration.

Fig. 36. Von einer Herzmuskelfaser von Astacus. Vergröss. und Behandl. wie oben. Postregeneration.

Fig. 37. Von einer Herzmuskelfaser von Astacus. Vergröss. und Behandl. wie oben. Fakultatives Stadium.

Fig. 38. Dasselbe wie in Fig. 37. Abgeblasste Q-Körner treten an der Oberfläche der Querscheiben hervor.

Fig. 39 a. Längsschnitt durch eine Herzmuskelfaser vom Kaninchen. Vergröss. zirka 2000 mal. Behandlung durch Benda s Fixierung und Färbung. Kontraktion.

Fig. 39 b. Dasselbe.

Fig. 40 a. Längsschnitt durch eine Herzmuskelfaser vom Eichhörnchen. Vergröss. und Behandl. wie oben. Regeneration. Körniges Endoplasma mit Kern und Exoplasma mit interkolumnären Querbändern.

Fig. 40 b. Dasselbe.

Fig. 40 c. Dasselbe. Unten Kontraktionsstreifen; oben interkolumnäre Querbänder.

Fig. 41 a. Längsschnitt durch eine Herzmuskelfaser von einem diastolischen Herzen des Kaninchens. Vergröss. und Behandl. wie oben. Postregeneration.

Fig. 41 b. Längsschnitt durch eine Herzmuskelfaser von einem systolischen Herzen des Eichhörnchens. Vergröss. und Behandl. wie oben. Postregeneration.

Fig. 42 a. Längsschnitt durch eine Herzmuskelfaser des Kaninchens. Vergröss. und Behandl. wie oben. Fakultatives Stadium. Langgestreckter Kern im Endoplasma.

Fig. 42 b. Dasselbe.

Fig. 42 c. Dasselbe.

Fig. 43. Längsschnitt durch eine Skelettmuskelfaser von Libellula. Vergröss. zirka 1500 mal. Behandlung durch Benda s Fixierung und Färbung. Kontraktion.

Fig. 44. Dasselbe.

Fig. 45. Längsschnitt durch eine Skelettmuskelfaser von Lucanus Cervus. Vergröss. und Behandl. wie oben. Kontraktion.
Fig. 46. Längsschnitt durch eine Skelettmuskelfaser von Libellula. Vergröss. und Behandl. wie oben. Regeneration.
Fig. 47. Dasselbe.
Fig. 48. Längsschnitt durch eine Skelettmuskelfaser von Libellula. Vergröss. und Behandl. wie oben. Postregeneration (erste Phase).
Fig. 49. Dasselbe.
Fig. 50. Dasselbe. Postregeneration (zweite Phase).
Fig. 51. Längsschnitt durch eine Skelettmuskelfaser von Libellula. Vergröss. und Behandl. wie oben. Fakultatives Stadium.
Fig. 52. Dasselbe. „Pseudonebenscheiben" hervortretend.

Fig. 53. Längsschnitt durch Diaphragmamuskelfasern vom Kaninchen. Vergröss. und Behandl. wie oben. Kontraktion.
Fig. 54. Dasselbe.
Fig. 55. Dasselbe.
Fig. 56. Längsschnitt durch Diaphragmamuskelfasern vom Kaninchen. Vergröss. und Behandl. wie oben. Regeneration.
Fig. 57. Dasselbe. Zusammenhang der Querbänder mit einer an der Oberfläche der Faser befindlichen interstitiellen Zelle (Trophozyt).
Fig. 58. Längsschnitt durch eine Diaphragmamuskelfaser vom Kaninchen. Vergröss. und Behandl. wie oben. Postregeneration (erste Phase).
Fig. 59. Dasselbe.
Fig. 60. Dasselbe. An der Oberfläche der Faser eine interstitielle Zelle (Trophozyt) mit hellem Kerne (oben links). Bei × Partien einer solchen Zelle, die in die Querbänder der Faser übergehen.
Fig. 61. Dasselbe. Postregeneration (zweite Phase).
Fig. 62. Dasselbe.
Fig. 63. Längsschnitt durch eine Diaphragmamuskelfaser vom Kaninchen. Vergröss. und Behandl. wie oben. Fakultatives Stadium. An der Oberfläche der Faser eine interstitielle Zelle (Trophozyt).
Fig. 64. Dasselbe. Interstitielle Zellen (Trophozyten) zwischen den Fasern und den umspinnenden Blutkapillaren.
Fig. 65. Längsschnitt durch eine Diaphragmamuskelfaser vom Kaninchen. Vergröss. und Behandl. wie oben. Postregeneration mit Fettgranula.

Aus dem histologischen Institute der deutschen Universität in Prag.

Über das Pigment in der Neurohypophyse des Menschen.

Von

Prof. Dr. **Alfred Kohn.**

Hierzu Tafel XIV und XV.

Die Hypophyse des Menschen gehört zu den Organen, die man dualistisch nennen könnte. Wie in der Nebenniere sind auch in ihr zwei — nach Abstammung und Art verschiedene — Anteile zu einem einheitlichen anatomischen Ganzen vereinigt.

Die Analogie mit der Nebenniere kann noch ein Stück weitergeführt werden. Hier wie dort ist der eine Anteil von epithelialem Bau, während der andere seine Herkunft vom Nervensystem ableitet. In der Marksubstanz der Nebenniere ist vorwiegend eine besondere Abart neurogener Elemente — die chromaffine Zelle — vertreten; im nervösen Lappen der Hypophyse aber ist der Typus des Muttergewebes deutlich erhalten geblieben. Es entbehrt also nicht einer gewissen Berechtigung, wenn Luschka (24) nach dem Vorgange Remaks, der die Nebenniere als eine Nervendrüse bezeichnet hatte, auch die Hypophyse in die Kategorie der „Nervendrüsen" einreiht.

Ob eine derartige anatomische Verbindung zweier heterogener Anteile auch ein funktionelles Zusammenwirken der beiden Komponenten zur Folge hat, ob die neugeschaffene anatomische Einheit auch eine besondere funktionelle Resultante ergibt, ist noch eine offene Frage.

Die beiden Teile der Hypophyse werden meist als Vorderlappen (epithelialer oder drüsiger Anteil) und Hinterlappen (nervöser Anteil) bezeichnet. Letzteren hat G. Retzius (43) auch Neurohypophyse genannt.

In neuerer Zeit wird der Hypophyse in der theoretischen und praktischen Medizin erhöhte Beachtung zuteil. Dem Standpunkte des Morphologen entsprechen besonders jene Erfahrungen der Pathologen und Chirurgen, welche den Vorderlappen als ein

wichtiges Organ mit innerer Sekretion erscheinen lassen. Aber von einigen Vertretern der experimentellen Pathologie werden auch dem Hinterlappen bedeutende physiologische Leistungen zugeschrieben, für welche die Morphologie noch keine entsprechende Grundlage finden konnte. Hatte man sich doch seit Burdach (5) gewöhnt, in dem Hinterlappen das Analogon des Filum terminale zu sehen, auf den die Virchowsche Bezeichnung „Filum terminale anterius" vorzüglich passte. Wahrscheinlich ist er in Verödung und Entartung begriffen, meint Luschka im Jahre 1860, und als ein stark rückgebildeter Hirnteil erscheint er Benda im Jahre 1903 (3). Durch die eben erwähnten Ansichten der Pathologen wurde man aber doch veranlasst, diesem wenig gewürdigten Organ mehr Aufmerksamkeit zu schenken, und bei dieser Gelegenheit fiel mir wieder einmal das eigentümliche Pigment auf, über welches ich im folgenden kurz berichten will.

Man braucht bloss einen medianen Sagittalschnitt durch die Hypophyse eines älteren Individuums anzulegen, um die graugrüne, fleckige Färbung des Hinterlappens deutlich wahrzunehmen. Sie bleibt auch nach allen üblichen Fixierungs- und Einbettungsmethoden unverändert bestehen. Nach Sublimatfixierung setzt sich von dem rein weiss gebleichten Vorderlappen der braungefleckte Hinterlappen nur noch schärfer ab. Die Intensität der Färbung schwankt in ziemlich weiten Grenzen. Im allgemeinen nimmt sie mit dem Alter stetig zu.

Ein so auffallendes Vorkommnis konnte natürlich auch den älteren Anatomen nicht entgehen. Virchow (55), Luschka (24), Henle (13), Schwalbe (50), Toldt (52) erwähnen es ebenso wie von neueren Benda (3), Erdheim (9) und Neubert (32). Aber genauere Angaben wird man kaum finden. Es ist nicht einmal immer zu ersehen, ob das Pigment frei oder in Zellen eingeschlossen liegt, und namentlich nicht, welcher Art die pigmentierten Zellen angehören. Von Pigmentzellen, Bindegewebszellen, von Nervenzellen und ganz besonders von entarteten Ganglienzellen ist in alter und neuer Zeit die Rede.

Man darf auch nicht erwarten, an einem Durchschnitte des gehärteten Organs gleich ein klares Urteil über das Pigment gewinnen zu können. Es ist schon nicht leicht, den Bau der Neurohypophyse und die Natur ihrer Elemente richtig zu deuten, wofür die zahlreichen Widersprüche in der Literatur Zeugnis

ablegen. Dann sind die Schnittbilder infolge der wechselnden Verlaufsrichtung des Grundgewebes von solcher Mannigfaltigkeit, dass man sich nicht wundern darf, ungenauen Angaben zu begegnen.

Henle (13) findet Klümpchen eines feinkörnigen gelben Fettes regellos in der Masse zerstreut. Andere, wie Schwalbe (50), sehen es in grossen Zellen eingeschlossen, die nach Toldt (52) eine gewisse Ähnlichkeit mit Ganglienzellen haben, nach Benda (3) durch ihr braunes Pigment an sympathische Ganglienzellen erinnern, aber der Nervenfortsätze entbehren, nach den älteren Angaben von Luschka (24) allem Anscheine nach entartete Nervenzellen sind. Noch in allerjüngster Zeit spricht Neubert (32) bald von pigmenthaltigen Zellen, bald von Pigmentzellen, bald von pigmentierten Ganglienzellen.

Für die erste Orientierung sind meiner Meinung nach Isolationspräparate den Schnitten weit vorzuziehen. Wenn man ein kleines Stückchen des pigmentierten Gewebes gründlich zerfasert, wird man wenigstens auf die Hauptfrage unschwer Antwort finden. Das Pigment liegt nicht frei zerstreut, sondern meist in langgestreckten Fasergebilden eingeschlossen. Welcher Art diese sind, bleibe zunächst dahingestellt. Jedenfalls aber weicht schon das Pigment selbst in seinem Aussehen merklich von dem ab, das man in Ganglienzellen oder in Pigmentzellen findet. Mir erscheint es so eigenartig, dass ich jedermann zutraue, es bei näherer Bekanntschaft leicht als der Hypophyse zugehörig zu erkennen.

Schon im frischen Zustande, noch deutlicher durch gewisse Reaktionen und Färbungen, bekundet es seine Eigenart. Seine natürliche Farbe erscheint grünlich gelb, ähnlich der der roten Blutkörperchen, oder spielt auch mehr ins gelbe bis gelbbraune hinüber. Die Grösse der dichtgedrängten Pigmentpartikel schwankt von kleinen, punktförmigen Körnchen bis zu grösseren, 2—4—7 μ messenden Klümpchen. Ihre Gestalt ist unregelmässig, weder Kügelchen noch Stäbchen oder Nadeln oder irgendwelche kristalloide Formen sind vorhanden. Sie erscheinen vielmehr als feinere und gröbere, rundliche oder eckige Krümel, Brocken und Schollen, und geben in ihrer Gesamtheit ein Bild, das lebhaft an die Zerfallsmassen der degenerierenden markhaltigen Nervenfasern erinnert. Für Fettfärbungen ganz unzugänglich, lassen sie sich ausserordentlich leicht und schön durch die „Vitalfärbung“ mit

Neutralrot darstellen. Die befallenen Faserabschnitte werden vom Pigment häufig ausgeweitet und bis auf einen schmalen Randsaum dicht erfüllt. An Durchschnitten solcher Stellen ist es dann natürlich nicht immer leicht zu entscheiden, ob das Pigment frei oder intraplasmatisch liegt.

Bevor ich Näheres über Lage und Verteilung des Pigments ausführe, muss ich das Notwendigste über seine Lagerstätte — über das Gewebe der Neurohypophyse des Menschen — vorausschicken. Vom Boden des Zwischenhirns setzt sich das ursprüngliche Medullarrohr in einen absteigenden Blindsack, den primitiven Trichter fort, das „Filum terminale anterius". Dieser anfangs hohle Fortsatz verdickt sich an seinem distalen Ende zu einem soliden Lappen — Lobus infundibuli oder Neurohypophyse — der durch einen grösstenteils soliden Stiel mit dem Infundibulum in Verbindung bleibt. Der Körper der Neurohypophyse geht auch fast ausschliesslich — von den Blutgefässen und einer geringen Menge einstrahlenden Bindegewebes abgesehen — aus der Wand des Medullarrohrs hervor. Seine Vorderfläche wird von einem beim Menschen sehr niedrigen, bei vielen Säugetieren mächtigeren, aus der Anlage des Vorderlappens stammenden Epithelsaum bekleidet, und auch längs der Vorderfläche des Stieles zieht ein Fortsatz des Epithelgewebes des Vorderlappens weit nach aufwärts. Aber das Grundgewebe der Neurohypophyse geht aus dem zentralen Nervensystem hervor, ist neurogenes Gewebe; denn es reicht in seiner Ascendenz auf das Medullarepithel des primitiven Trichters zurück. Es kommen aber aus diesem sonst so mannigfache Abkömmlinge zeugenden Muttergewebe in der Neurohypophyse des Menschen nur solche Elemente zur Entwicklung, welche der spezifischen Differenzierung für die eigentlich nervösen Leistungen entbehren, also nur sogenannte Stützsubstanz, Gliagewebe, nicht aber Nervenzellen und darum auch keine Nervenfasern. Gewiss wäre es gar nicht auffallend, wenn auch Ganglienzellen mit Nervenfasern zur Ausbildung gelangten oder doch gelegentlich gefunden würden. Ich muss aber sagen, dass ich, beim Menschen wenigstens, Ganglienzellen niemals angetroffen habe, trotzdem ich ein sehr reichliches Material verschiedenster Altersstadien, vom Fetus bis zum Greise, sorgfältig durchsuchte.

Die vorliegenden Angaben über das Vorkommen von Ganglienzellen halten auch einer strengeren Kritik nicht gut

stand. Luschkas Angaben lassen sich leicht widerlegen. Weder seine „gut erhaltenen, mit Fortsätzen versehenen Ganglienzellen des Neugeborenen“ (Fig. 6 seiner Tafel), noch die „allem Anscheine nach entarteten Nervenzellen eines Erwachsenen“ (Fig. 5) tragen, wie wir noch sehen werden, diesen Namen mit Recht. Beim Erwachsenen insbesondere sind es die uns schon bekannten im Verlaufe von Fasern gelegenen Pigmentanschwellungen, die kernlose rudimentäre Ganglienkörper vortäuschten. Diese und ähnliche noch zu besprechende Bildungen sind es auch, die nach Toldt (52) Ganglienzellen gleichen, nach Benda (3) an sympathische Ganglienzellen erinnern und immer wieder mit diesem Namen beehrt werden. Während sie aber von Benda mangels wesentlicher Kennzeichen, der Nervenfortsätze und der Nisslgranula, sehr skeptisch beurteilt werden, spricht z. B. Neubert (32) ganz unbedenklich von reichlichen, von gut ausgebildeten, von kernlosen, von pigmentierten, verkalkten und glykogenhaltigen Ganglienzellen. Auch die schwarzen Silhouetten der Golgimethode waren selbst für die erfahrensten Beobachter schwer zu deuten. Cajal (6) spricht von Zellen zweifelhafter Natur, Berkley (4) von Nervenzellen; Retzius (43) aber und Kölliker (20) vermögen die fraglichen Elemente nicht als Ganglienzellen anzuerkennen und finden nur Gliagewebe. Trotzdem sind die Angaben über diesen Punkt immer noch sehr widerspruchsvoll. Überhaupt ist die Beschreibung des neuralen Teils der Hypophyse zumeist noch so, wie sie Retzius (43) im Jahre 1894 kennzeichnete, „kurz, schwebend und in mancher Beziehung unrichtig“. Auch jetzt noch erzählen die Lehrbücher von „Zellen, die mit bipolaren oder multipolaren Nervenzellen eine gewisse Ähnlichkeit haben“ und von dichten Nervengeflechten. Man kann sich offenbar nicht leicht von der Vorstellung freimachen, dass ein Hirnteil Ganglienzellen besitzen oder doch in irgendeinem Entwicklungsstadium besessen haben muss. Nochmals will ich betonen, dass ich den gelegentlichen Befund von Nervenzellen nicht für ausgeschlossen halte, dass aber die in der Literatur beschriebenen und abgebildeten Ganglienzellen keinen Anspruch auf Anerkennung erheben können und dass überhaupt Nervenzellen — seien es ausgebildete oder rückgebildete — in der Neurohypophyse des Menschen im allgemeinen nicht vorkommen. Es ist vielmehr

Gliagewebe, das den Hinterlappen aufbaut, Gliagewebe nach seiner Abkunft und allen seinen Eigenschaften.

Allerdings zeigt die Glia hier einige Besonderheiten, was bei der Eigenart dieses Teils des Nervensystems nicht überraschen kann. Man muss doch bedenken, dass die Glia, die sonst allgemein als das Stützgewebe nervöser Organe gilt, hier dieser Aufgabe nicht entsprechen kann. Fehlen doch die spezifischen nervösen Elemente, die sie stützen oder einscheiden sollte. Die Glia tritt in der Neurohypophyse einmal selbständig auf, formgebend und organbildend. Die Neurohypophyse ist nicht ein nervöses Organ mit gliösem Stützgewebe, sondern ein von Glia selbständig gebildetes und geformtes Organ. Deshalb stimmt auch die Analogie mit dem Filum terminale nicht ganz. Man kann ihm wohl das Infundibulum vergleichen, aber der Lobus infundibuli ist eine neue eigenartige Bildung, deren Besonderheit durch die innige organische Verbindung mit dem drüsigen Vorderlappen noch gesteigert wird. Unterscheidet sich die Neurohypophyse demnach wesentlich von anderen Hirnteilen, so folgt daraus noch lange nicht, dass sie fortan ein bedeutungsloses Rudiment sein müsse. Die Schilddrüse verliert auch ihren ursprünglichen Charakter — einer mit einem Ausführungsgange ausgestatteten Drüse — und spielt doch eine wesentliche Rolle im Haushalt des Organismus.

Die Neurohypophyse ist also ein vom Zentralnervensystem abstammendes und dauernd mit ihm verbundenes gliöses Organ. Mit diesem Attribut soll nur ihre Abkunft und Bauart, nicht aber ihre etwaige physiologische Leistung gekennzeichnet werden. Gegenwärtig ist auch zum mindesten die Beteiligung der Glia an ihrem Aufbau ziemlich allgemein anerkannt. Dass man nur von Bindegewebe sprach, bevor man über elektive Methoden zur Darstellung der Glia und des Bindegewebes verfügte, ist natürlich; dass aber auch noch in unserer Zeit von mancher Seite das Bindegewebe in den Vordergrund gestellt wird, ist auf die Eigenart dieser Glia zurückzuführen.

Von der Glia im zentralen Nervensystem, deren Art und Anordnung durch die nervösen Elemente mitbedingt wird, weicht sie erheblich ab. Auch mit der ependymären Glia ist sie nicht ohne weiteres zu vergleichen, da ein zentraler Hohlraum ebenso fehlt, wie Ganglienzellen und autochthone Nervenfasern. Doch

steht sie, um es kurz zu sagen, dem Ependym näher. Aber es fehlt die freie Fläche der Ependymzellen, es fehlt ihre epitheliale Gruppierung um ein Lumen. Dadurch ist die für einen Hirnteil sonst typische Anordnung gleichsam verworfen, so dass wir eine Art ependymärer Glia in der ganzen Ausdehnung des Organs antreffen, während die für die peripheren Partien sonst charakteristischen Sternzellen in auffallender Minderzahl bleiben. Vorherrschend sind langgestreckte Zellen mit elliptischen Kernen, von deren Basis dünne weitreichende Fasern abgehen, die streckenweise parallel laufend, den Eindruck von (septalen) Faserzügen machen, zwischen denen andere Fasern und Faserbündel kreuzen. So wird es verständlich, dass W. Müller (31) eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Bau eines Spindelzellensarkoms finden konnte, wenn man eben nur die Anordnung der Elemente in Betracht zieht. Dass man aber bei genauer Prüfung der isolierten Elemente zu einem zutreffenderen Urteil kommen kann, lehren Luschkas ältere Beobachtungen. Zwar nennt auch er die Mehrzahl der Elemente Bindegewebszellen. Aber ihm entgeht nicht die auffallende Rigidität des Fasersystems, und er erwähnt ausdrücklich die vorkommenden Epithelialzellen, die er den Epithelzellen des Rückenmarkskanals und des Aquaeductus Sylvii vergleicht. Auch Henles (13) kritischer Blick erkennt die Besonderheit der Struktur: die Faserbündel „lassen sich unter keinem der Gewebe des erwachsenen Körpers unterbringen". Für v. Mihalkowics (29) aber ist der Hinterlappen wie für W. Müller (31) nur ein bindegewebiger Anhang des Gehirns; das Bindegewebe dringt mit den Blutgefässen ein und soll die ursprünglichen runden Zellen des Zentralnervensystems bis auf einzelne bleibende Nester verdrängen, welche aber Lothringer (23) schon direkt als „Glianester" bezeichnet.

Die Golgimethode erwies sich zwar als unzulänglich für eine einwandfreie Beurteilung, wie aus den Beschreibungen und Abbildungen von Cajal (6), Berkley (4) und Retzius (43) hervorgeht; aber doch dringt bei Retzius und noch bestimmter bei Kölliker (20) die Überzeugung durch, dass das Grundgewebe der Neurohypophyse als Glia anzusehen sei.

Bessere Resultate ergaben die elektiven Färbemethoden. Benda (3) hält die Hauptmasse für faserarme Glia, da er nach Weigerts und seiner eigenen Methode nur sehr spärliche Glia-

fasern (beim Menschen) darstellen konnte. Rubaschkin (44) aber erzielte mit seiner Methode bei Säugetieren gute Färbungen. Es stellte sich dabei heraus, dass der Processus infundibuli ausschliesslich aus Gliagewebe besteht, welches hier einen embryonalen Charakter beibehält und der Neuroglia am distalen Ende des Ventriculus terminalis entspricht. Der Hauptbestandteil der Glia sind hier die Fortsätze der Ependym- und Radiärzellen. Diese sind verhältnismässig dick, protoplasmatisch und schwach färbbar. Spärlich finden sich Sternzellen vom „Typus der jungen Astrozyten".

Die Darstellung passt nicht ganz auf die Neurohypophyse des Menschen, die kein Lumen besitzt. Man kann daher auch nicht von Ependym-, sondern eher von Radiärzellen sprechen, für welche die angegebene Schilderung zutrifft.

Am raschesten orientiert man sich über die verschiedenen Zelltypen an Isolationspräparaten. Man überzeugt sich leicht, dass beim Menschen mehr als die oben beschriebenen Zellformen vorkommen, unter denen allerdings Radiärzellen sehr häufig sind. Es sind dies längliche, zylindrische Zellen, mit einem, auch zwei, selten mehr, Kernen. Das granulierte Protoplasma schliesst oft Pigment, manchmal Fettröpfchen ein. An der Basis verschmächtigt sich der Zelleib und setzt sich in eine lange schmale homogene, mattglänzende scharf konturierte Faser fort, die — deutlich verschieden vom Protoplasma, aus dem sie hervorgeht — einer elastischen Faser nicht unähnlich ist und mitunter spitz auslaufend endigt (s. Taf. XIV, Fig. 1). Dieser Typus herrscht vor. Er erinnert ein wenig an Ganglienzellen, da vom Zelleib auch noch kurze protoplasmatische Fortsätze abgehen können und die basale Faser — gleich einem Neuriten — sich durch ein besonderes Aussehen und Verhalten auszeichnet. Kein Zweifel, dass wir in ihnen die Epithelialzellen Luschkas zu sehen haben. Sie sind sicherlich auf die protoplasmareichen Jugendformen von Ependymzellen zurückzuführen und bewahren inmitten des Organes annähernd die bipolare Form dieses Typus oder nähern sich mehr dem Typus der „Radiärzellen" von Retzius.

An anderen Zellen überwiegt der protoplasmatische Anteil in viel höherem Grade. Diese haben einen mehr rundlichen multipolaren Zelleib, reichlichere Protoplasmafortsätze, von denen in weiterer Folge feine Gliafasern abgehen. Sie entsprechen den jungen Astrozyten Rubaschkins. Nicht selten sind auch bipolare

Spindelformen protoplasmareicher, nicht gliös differenzierter Zellen (s. Taf. XIV, Fig. 2). Ein ganz sonderbarer und gar nicht so spärlicher Typus sind ferner multipolare Riesengliazellen, die an die monströsen Gliazellen Weigerts (56) oder die ganglienzellartigen Formen erinnern, wie sie aus Gliomen beschrieben werden (Stroebe [51] u. a.). Gewöhnlich treten sie gruppenweise auf. Mit ihren mächtigen Leibern, den weit ausgreifenden, sich allmählich verjüngenden Fortsätzen und ihren chromatinarmen, grossen Kernen fordern sie den Vergleich mit motorischen Vorderhornzellen heraus. Aber das gleichmässig granulierte Protoplasma, die gleichartigen, spitz auslaufenden Fortsätze, der Mangel aller positiven Ganglienzellmerkmale, unterscheiden sie doch erheblich. Wir werden übrigens später noch manches für ihre Zugehörigkeit zur Glia anzuführen haben.

Endlich ist noch einer auffallenden, weniger häufigen Zellform zu gedenken. Man denke sich eine bipolare Zelle, deren beide Fortsätze in homogene keratinisierte Fasern auslaufen. Lässt man die Keratinisierung auch auf den Zelleib übergreifen, so hat man ein Bild aus dieser Kategorie (s. Taf. XIV, Fig. 17). Sie erscheinen als homogen glänzende Gebilde mit einer zentralen Verbreiterung, in der ein dürftiger Kern, öfter ein granulierter Kernrest oder auch keine Spur eines solchen zu finden ist. Mehr als zwei Fortsätze sind selten, Dreistrahlern begegnet man noch hie und da. Dabei kann das Zentrum bauchig bleiben und sich scharf gegen die abgehenden Strahlen absetzen, oder so verschmälert sein, dass die ursprüngliche Zellform kaum mehr hervortritt. Dieser letztere Typus, der den „Hornfäden" Gierkes (12) entspricht, stellt gleichsam einen Endtypus dar, der allerdings vom „Endtypus" Rubaschkins in dem Maße abweicht, als sich die einfache Glia in der Neurohypophyse von der vielgestaltigen Glia im übrigen Zentralnervensystem unterscheidet. Dem geringeren Differenzierungsgrade entspricht eben dieser Endtypus, der direkt auf eine Ependymzelle oder einen primitiven Astrozyten als Ausgangspunkt zurückzuführen ist.

Das Grundgewebe der Neurohypophyse ist nach alledem als eine primitive Glia aufzufassen. Primitiv, insofern ihre Elemente dem Ependym, der Matrix aller Gliaelemente, dauernd nahestehen. Dies findet seinen Ausdruck in den einfacheren Zell-

formen, der geringeren Differenzierung der Fasern und dem Zurückbleiben reichlicher protoplasmatischer Anteile.

Aus dem geringeren Differenzierungsgrad folgt auch die leichtere Färbbarkeit. Man weiss, dass die normalen Gliafasern des erwachsenen Menschen nur nach ganz besonderen Methoden färbbar sind. Das gilt von der Glia der Neurohypophyse nicht. Im Gegenteil, Benda findet sie mit besten Methoden faserarm, und Rubaschkin bemerkt, dass sich bei Säugetieren die Fortsätze nur schwach färben. Das ist auch leicht verständlich. Die „besten Methoden" sind jene, die ausschliesslich nur die vollkommen differenzierte Gliafaser zur Anschauung bringen. Da aber die gliale Differenzierung in der Neurohypophyse weniger vollständig ist, erscheint sie bei elektiven Methoden faserarm oder schwach gefärbt. Dagegen sind mit weniger exklusiven Färbungen aus demselben Grunde oft recht gute Resultate zu erzielen. Damit stimmt auch eine von O. Fischer (11) mitgeteilte Erfahrung überein, dass auch die pathologische Glia — die man doch wohl als ein jüngeres Bildungsprodukt ansehen kann — im allgemeinen leichter färbbar ist als die normale. Das Fasergewebe der Neurohypophyse des Menschen ist besonders leicht mit Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain darzustellen und zwar nach den verschiedensten Fixierungsmethoden, auch ohne Chromierung, insbesondere auch nach einfacher Sublimatfixierung (s. Taf. XV, Fig. 3). Allerdings fällt hier die störende Konkurrenz markhaltiger Nervenfasern (Benda), ganz weg. Es darf aber doch daran erinnert werden, dass gerade diese Färbemethode für die Darstellung der Glia niederer Wirbeltiere (Erik Müller [30]) und Wirbelloser (H. Joseph [18]) ausgezeichnete Dienste leistete. Auch nach Cajals Silberreduktionsmethode — mit und ohne vorhergehende Fixierung in ammoniakalischem Alkohol — konnte ich bei Kindern und Erwachsenen die Gliafaserung gut darstellen. Die Methode ist also nicht so elektiv für das eigentlich nervöse Gewebe, wie manche glauben, und der von ihnen gezogene Schluss, es müsse sich um Nervenfasern handeln, weil die fraglichen Fasern nach Cajal färbbar seien (Savagnone [47]), traut ihr zuviel zu.

Besonders möchte ich aber eine Färbung nennen, die im frischen unfixierten Gewebe die Gliafasern sehr schön hervortreten lässt. Das ist die Färbung mit Anilinviolett B, einem von Siegm. Mayer (27) in die mikroskopische Technik ein-

geführten Farbstoff, der bei der Untersuchung frischen Gewebes mehr als bisher angewendet zu werden verdient. Besonders schätzbar macht ihn unter anderem die Eigenschaft, die elastischen Fasern ganz distinkt und intensiv zu färben, während gleichzeitig das Bindegewebe nur blassrosa erscheint. Es gibt kaum eine bessere Darstellung elastischer Fasern — etwa in einer Membran — als die, welche man in wenigen Minuten am frischen Objekte durch eine mit Mayers Violett B gesättigte physiologische Kochsalzlösung erzielen kann. Dieser Farbstoff färbt bei gleicher Anwendung ebenso distinkt und intensiv auch die frischen Gliafasern der menschlichen Neurohypophyse, wodurch ihre Beobachtung und Verfolgung sehr erleichtert wird. An so hergestellten Zupfpräparaten kann man auch sehen, dass sich das Protoplasma vom Zelleib mitunter deutlich als schmaler körniger Randsaum streckenweise auf die abgehende Gliafaser fortsetzt; oder man findet auch innerhalb der Faserwände diskontinuierliche kleine granulierte Anhäufungen.

Es fragt sich nun, wo das Pigment zu suchen ist. Ausser den Gefässen mit einer geringen Menge einstrahlenden Bindegewebes gibt es doch nur Glia in der Neurohypophyse. Nun, die Glia ist auch der Sitz des Pigments, nicht angebliche Ganglien- oder Pigmentzellen, sondern die Gliazellen und ihre Ausläufer. Das ist gewiss, besonders in diesem Ausmaße, ein ungewöhnliches Vorkommnis, und deshalb wurden die pigmentierten Gebilde auch nicht richtig erkannt. Wir wissen wohl, dass auch Gliazellen pigmentiert sein können. Das ist aber zumeist nur in geringerem Grade der Fall. (Vergl. Obersteiner [35]). Auch in peripheren Nervenfasern (von Fröschen) hat S. Mayer (28) Pigmentkörnchen in den Nervenfaserzellen (Schwannschen Zellen) gefunden, welche Neumann (34) den „jodophilen Lipochromen“ zurechnet. Wo aber im Nervensystem eine Stelle schon dem freien Auge pigmentiert erscheint, sind gewöhnlich die Ganglienzellen Trägerinnen des Pigments. Noch ein unterscheidendes Moment wäre anzuführen. In den übrigen pigmentierten Gliazellen ist das Pigment im Zelleib angesammelt, in der Hypophyse sind die Gliafasern der Hauptsitz der Pigmentanhäufungen. Das ist ein so ungewöhnliches, überraschendes Bild, dass die früheren Beobachter eher auf unwahrscheinliche Annahmen — von kernlosen und entarteten Ganglien-

zellen — als auf die einfache richtige Deutung verfielen. Überdies ist das Pigment der Neurohypophyse auch in seinem chemischen Verhalten von dem verschieden, das an anderen Stellen des Nervensystems zur Beobachtung gelangt. Ich will aber vorerst von seiner örtlichen Verteilung und dann von seinen Eigenschaften sprechen.

Unter den oben beschriebenen Zellformen sind es die langgestreckten, den Ependymzellen nächststehenden, welche am reichlichsten Pigment führen. In geringerem Grade, wenn auch nicht selten, ist der Zelleib selbst pigmentiert; von einzelnen verstreuten Körnchen bis zur dichtesten Anschoppung sind alle möglichen Übergänge vertreten; manchmal beschränkt sich die Pigmentierung auf den basalen Teil der Zelle, manchmal hüllt sie den Kern ringsum ein (s. Tafel XIV, Fig. 1—3).

Die Hauptmasse des Pigments lagert in den Zellfortsätzen und Gliafasern; nicht einmal so sehr in den Fortsätzen soweit sie protoplasmatisch sind, wiewohl auch diese hinlänglich bedacht sind, als vorwiegend in den homogenen eigentlichen Gliafasern, was doch ganz besonders merkwürdig ist. Der schon öfter erwähnte geringere Differenzierungsgrad drückt sich in diesem ungewöhnlichen Verhalten am auffallendsten aus. Eine solche Faser geht meist einseitig — selten beiderseitig — von der verjüngten Basis ihrer Zelle ab und gewinnt in ihrem weiteren Verlaufe das bekannte gleichmässige glänzende Aussehen. Solange keine Einlagerung ihre normalen Verhältnisse stört, ist sie an Isolationspräparaten auf lange Strecken hin als ein stets gleich schmaler Faden zu verfolgen und hat wirklich eine grosse Ähnlichkeit mit einem isolierten Achsenzylinder. In diesen Fasern kommen ganz vereinzelte Pigmentkörnchen vor, ohne ihre Breite oder ihren Habitus weiter irgendwie zu beeinflussen, daneben aber auch schon kleine Ansammlungen, welche die ganze Faserdicke einnehmen und so den gleichmässigen Verlauf unterbrechen. Dabei bleibt es aber meist nicht; gewöhnlich liegt das Pigment in ansehnlichen Verbreiterungen und bauchigen Anschwellungen. Bald einzeln, bald in Vielzahl, kleiner und grösser, von mannigfacher Form, bald dichter, bald in weiteren Abständen, besetzen sie die Fasern, die dadurch ein knotiges oder rosenkranzähnliches Aussehen annehmen (s. Tafel XIV, Fig. 5—11). Vorherrschend sind langgestreckte Spindelformen, gedrungenere Birn- und kugelrunde

Ballonformen. Wenn die Auftreibungen, die mit Pigmentschollen dicht angefüllt sind, in ziemlichen Distanzen auftreten, werden sie durch normale Fasersegmente verbunden, rücken sie aber allzunahe aneinander, so entstehen Zwerchsackformen, bei denen auch das Verbindungsstück schon pigmentiert ist.

Neben diesen häufigsten Bildern kommen noch andere vor, die leicht missdeutet werden könnten, wenn man sich über die Ausgangsstadien nicht klar wäre. Einzelne Anschwellungen können nach Länge und Dicke ganz unverhältnismässige Dimensionen erreichen und zu unförmlichen, schlauch- und sackartigen Gebilden anwachsen. Diesen gegenüber treten die feinen verbindenden Faserstücke so sehr zurück, dass sie — besonders an Schnittpräparaten — leicht übersehen werden. Man steht dann ganz rätselhaften Dingen gegenüber, deren Deutung dadurch noch erschwert wird, dass ihre Inhaltsmasse meist weniger intensiv pigmentiert ist. Nur in selteneren Fällen ist das Pigment noch in grösserer Menge vorhanden, häufiger ist es auf einen kleinen Bezirk beschränkt, und der Rest gleicht einem farblosen körnig-scholligen Detritus. An Zupfpräparaten, an denen die abgehenden Fasern erhalten sind, wird man über die Natur dieser Gebilde nicht im Zweifel sein können. Sie stellen eben Extreme der oben geschilderten Befunde dar, bei denen auch der Inhalt noch Veränderungen erfährt. Andere in diese Kategorie zu zählende Formen erscheinen in Kugelgestalt, sind ebenfalls mehr oder weniger pigmentiert und können auch als farblose, scharf umsäumte gekörnte Kugeln auftreten. Findet man wiederum den Zusammenhang mit Fasern, dann wird man sich auch über ihre Herkunft klar sein. An einzelnen gelingt dies auch leicht, wie Fig. 16 auf Tafel XIV lehrt. Die zentrale gekörnte Kugel ist da von einem schmalen homogenen Saum umrahmt, von dem an beiden Polen die typischen Fasern abgehen. Das ist aber nicht immer der Fall. Aus Schnittpräparaten kann man über solche Fragen überhaupt nicht zuverlässig urteilen. Da erscheinen solche Gebilde in grösserer Anzahl, aber meist ohne jeden sichtbaren Zusammenhang mit ihren zugehörigen Fasern. Aber auch bei sorgfältiger Durchmusterung von Isolationspräparaten gewinnt man den Eindruck, dass solche granulierte Kugeln tatsächlich des Zusammenhanges mit ihren Fasern verlustig werden können. Man müsste doch sonst an den freien Kugeln Spuren eines

Faseransatzes sehen können. Ich finde aber manchmal nur an dem einen Pol einen Übergang in einen verschmälerten, oft pigmentierten Fortsatz, während sonst ringsum ein ununterbrochener schmaler Grenzsaum läuft (s. Tafel XIV, Fig. 15). Doch erweisen auch solche unipolare Formen unzweifelhaft, dass ebenso wie die pigmentierten Anschwellungen auch die unpigmentierten gekörnten Kugeln aus der Glia entstehen. Diese Feststellung scheint mir nicht unwichtig; denn es bieten sich in der Neurohypophyse eine ganze Reihe von Elementen dar, die man für die Bildung solcher Kugeln verantwortlich zu machen geneigt sein könnte. Ausser dem autochthonen Gewebe des Hinterlappens bevölkern den Hinterlappen mancherlei Eindringlinge aus dem Vorderlappen, wie eingewanderte und degenerierende Epithelzellen, Kolloidbläschen und freie Kolloidballen, von denen wir noch sprechen werden.

Ähnliche feinkörnige, aber unpigmentierte Körperchen mit scharfem Randsaum sind auch bei Säugetieren oft zu beobachten. Vermutlich gehören die von Berkley (4) beim Hunde beobachteten, den Glomeruli olfactorii ähnlichen Bildungen auch hierher. Ich selbst habe sie bei Kaninchen, Rindern und Pferden gefunden, aber nicht eingehend genug untersucht, um über ihre Entwicklung bestimmte Angaben machen zu können. Doch darf man es wohl als sehr wahrscheinlich hinstellen, dass sie auch in ähnlicher Weise aus der Glia entstehen.

Wie ich schon früher erwähnte, sind nicht nur die Fasern, sondern auch die Zellen Fundstätten des Pigments. Das gilt ausser von den verbreitetsten, langgestreckten Zellformen in gewissem Grade auch von den oben beschriebenen ganz grossen protoplasmareichen Gliazellen. Auch in ihnen macht sich oft eine schwache, räumlich beschränkte Pigmentierung bemerkbar. Bei manchen geht aber die Veränderung viel weiter (s. Taf. XIV, Fig. 14 und Taf. XV, Fig. 1). Der Zellinhalt wird zu einer gleichmässig feinkörnigen Masse, der Kern verliert seine distinkte Färbbarkeit, schwindet auch teilweise oder ganz, und als Endstadium dieses Vorganges findet man grosse granulierte, schwach pigmentierte Körper (s. Taf. XIV, Fig. 14 p). An den zuweilen erhaltenen Kernresten und Fortsätzen erkennt man ihre Zugehörigkeit zu den grossen Gliazellen, die in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft oft ganz intakt gefunden werden.

In auch nur annäherndem Ausmaße wie beim Menschen ist das Pigment bei keinem der von mir untersuchten Säugetiere vorhanden. (Kaninchen, Hund, Katze, Zicklein, Schaf, Schwein, Rind und Pferd.) Ich finde auch bei keinem der Autoren eine für das freie Auge sichtbare Färbung der Tierhypophysen erwähnt. Pigmentierte Zellen kommen aber doch vor. Das Pigment ist von grünlichgelber Farbe und im Protoplasma der Zelle selbst eingelagert. Solche pigmenthaltige Gliazellen sehe ich verstreut beim Schafe, Rind und etwas häufiger beim Pferde. Die für die Neurohypophyse des Menschen so charakteristischen Pigmentkolben im Verlaufe der Gliafasern sind mir bei meinen, nicht genügend ausgedehnten Untersuchungen nicht zu Gesicht gekommen. Trautmann (53) aber teilt mit, dass er „die von den meisten Autoren im cerebralen Lappen gefundenen, ganglienzellähnlichen Gebilde mit deutlicher Pigmentation“ namentlich beim Esel oft und deutlich beobachten konnte.

Nebenher will ich an dieser Stelle erwähnen, dass die Neurohypophyse mancher Säugetiere, z. B. des Rindes, eine ganz enorme Menge von Mastzellen enthält, die beim Menschen nur ganz vereinzelt auftreten.

Bisher war immer nur vom Pigment im frischen Zustande die Rede. Um seine Eigenschaften näher zu prüfen, habe ich verschiedene Färbungen und Reaktionen angestellt. Zu den instruktivsten Bildern gelangt man durch Färbung des frischen Präparats mit Neutralrot, die man als eine Vitalfärbung bezeichnen kann; denn sie gelingt nur an ganz frischem Materiale, an dem die Kerne den Farbstoff noch nicht annehmen. Nach halb- bis einstündigem Verweilen in einer schwachen Lösung von Neutralrot in physiologischer Kochsalzlösung werden Zupfpräparate angefertigt. Alles Pigment ist intensiv rot gefärbt (s. Taf. XIV, Fig. 5, 6, 7, 9, 10). Man wird — falls das Präparat von einem älteren Individuum stammt — über die Menge des sich jetzt aufs deutlichste darstellenden Pigments gerecht erstaunen. Natürlich hängt dies mit der besseren Sichtbarkeit zusammen. Jetzt, wo selbst die kleinsten rotgefärbten Einlagerungen aus dem ungefärbten Grundgewebe aufs deutlichste hervortreten, scheint ihre Menge viel imponierender. Man würde dieses eigenartige Bild auf den ersten Blick kaum als pigmentiertes gliöses Fasergewebe erkennen.

Es braucht weiter kein Wort darüber verloren zu werden, dass diese „Vitalfärbung“ nichts Lebendiges zur Anschauung bringt. Von ihr gilt dasselbe, was H. Joseph (19) von der Vitalfärbung der kristalloiden Einschlüsse in den Epidermiszellen von Amphioxus sagt, dass sie „nur aufzufassen ist als eine Färbung „intra vitam“, die aber ein lebloses, passives Plasmaprodukt betrifft.“ Mir drängte sich immer beim Anblick der zerfaserten Neurohypophyse die Erinnerung an degenerierende Nervenfasern auf, die auch durch diese Färbung nicht abgeschwächt wird. Denn gerade von den im unversehrten peripherischen Nerven degenerierenden Nervenfasern hebt ihr Entdecker Siegm. Mayer (28a) als auffallendste Reaktion hervor, dass sich ihr Nervenmark in einem bestimmten Stadium der Umwandlung intensiv in Neutralrot färbe.

Eine so ausgezeichnete Methode leistet natürlich für die Untersuchung wertvolle Dienste. Insbesondere da, wo die Pigmentierung schwächer ist, wird die Verstärkung durch das Neutralrot sehr erwünscht sein. Für die öfter erwähnten, umsäumten gekörnten Kugeln und Kolben, die ich im allgemeinen mit den übrigen Faseranschwellungen auf eine Stufe stelle, weil sie sich nur durch den geringeren oder auch fehlenden Pigmentgehalt von ihnen unterscheiden, wird auch durch diese Färbung die Zugehörigkeit zur Glia bestätigt. Der blasskörnige Inhalt nimmt nur eine schwach rötliche Färbung an, während die pigmentierten Partikel darin intensiv rot hervorleuchten. Da so die verschiedenen Zwischenstadien von den vollpigmentierten bis zu den unpigmentierten Anschwellungen viel leichter nachweisbar sind, wird jeder Zweifel an dem Zusammenhang aller dieser Bildungen behoben.

Andere Färbungen, die ich am frischen Präparate anstellte, stehen in unserem Falle sehr gegen die Vitalfärbung zurück, weil sie nicht nur vom Pigment, sondern auch von den anderen Gewebsbestandteilen samt den Kernen angenommen werden. Es sind vor allem die basischen Anilinfarbstoffe in physiologischer Kochsalzlösung, die für diese Zwecke brauchbar sind. Schwache Lösungen von Methylenblau, Toluidinblau, Thionin und ebenso das früher genannte Anilinviolett färben alle das Pigment rasch und intensiv. Gerne würde man solche Färbungen auch fixieren. Ich bin so ziemlich mit den bekannten Methoden aus-

gekommen, die Präparate nach vorhergehender Behandlung mit Ammoniumpikrat oder Ammoniummolybdat in Glyzerin einzuschliessen, in dem sie sich monatelang brauchbar erhalten, allerdings weit entfernt von der ursprünglichen Schönheit.

Die beste Färbung für frisches Material gibt also das Neutralrot, für fixiertes aber stelle ich das Eisenhämatoxylin von M. Heidenhain an erste Stelle. Ich nenne nur die Färbung ohne bestimmte Vorbehandlung, weil sie immer gelang; aber mir sagten die Bilder nach Sublimatfixierung am meisten zu. Man muss nur die Entfärbung recht weit treiben; dann treten auf blassem Grunde die geschwärzten Pigmentgranula sehr distinkt hervor, da die mitgefärbten Gliafasern die Farbe rascher abgeben (s. Taf. XV, Fig. 2). Natürlich kann nicht jedes schwarze Granulum dem Pigment zugerechnet werden, aber die grosse Menge gehört ihm an, wie die Untersuchung im frischen Zustande lehrte. Alaunhämatoxylin färbt das Pigment kaum. Die pigmentierten Stellen erscheinen in einem etwas dunkleren Ton, an dem das Hämatoxylin nur geringen Anteil hat. Die Eigenfarbe des Pigments wird nur dadurch abgeändert, dass die Partien zwischen den Pigmentschollen vom Hämatoxylin gefärbt werden. Die weniger pigmentreichen körnigen Anschwellungen erscheinen darum auch besser gefärbt. Eosin und Orange lassen das Pigment ganz unverändert, auch in Neutralrot färben sich im fixierten Präparat nur vereinzelte Körnchen. Dagegen kommen sehr annehmbare Färbungen durch die basischen Anilinfarbstoffe zustande. Besonders gut gelingen sie mit Thionin nach Sublimatfixierung. Das Pigment wird grasgrün in prächtigem Kontrast zum blauvioletten Farbenton des übrigen Gewebes. Ähnliche Resultate erzielt man auch mit Methylenblau, wobei es nur noch wahrscheinlicher wird, dass der Effekt auf einer Mischung der Eigenfarbe mit dem anhaftenden Farbstoffe beruht. Auch mit der Cajalschen Silberreduktionsmethode gelingt es leicht, die Pigmentkörner zu schwärzen. Da gleichzeitig auch die Gliafasern imprägniert werden, kann man mitunter ganz deutlich vom spitz zulaufenden Ende einer Pigmentspindel die feine Faser abgehen sehen.

So geeignet sich manche der angeführten Färbungen für die Darstellung des Pigments erweisen, so wenig lehren sie über seine Natur. Die Vitalfärbung nehmen zwar nicht viele Pigmente, aber doch sehr verschiedenartige Dinge an, insbesondere Sekret-

granula, Reserve- und Abbaustoffe. Mit Eisenhämatoxylin lassen sich mannigfache Zelldifferenzierungen und Einschlüsse darstellen, unter anderem die Kristalloide, die Reinke (41) in den Zwischenzellen des Hodens fand, ebenso wie Josephs (19) kristalloide Einschlüsse in den Epidermiszellen des Amphioxus, die ausserdem auch vitale Neutralrotfärbung gaben. Desgleichen färbt sich das Pigment der Nebennierenrinde in Eisenhämatoxylin schwarz (Plecnik [37], Diamare [7]) und überdies auch „mit polychromem Methylenblau und Glyzerinätherdifferenzierung tief grasgrün . . .“ (Plecnik [37]).

Ich habe darum auch noch einige der gebräuchlichen Reaktionen angestellt, um vielleicht auf diesem Wege etwas mehr über die Natur des Pigments zu erfahren. Vor allem ist seine hohe Widerstandsfähigkeit bemerkenswert. Es bleibt in den verschiedensten Fixierungsflüssigkeiten unverändert und überdauert alle Prozeduren der Einbettung in Celloidin oder Paraffin ohne Schaden.

Man hätte sonst am ehesten an ein Lipochrom denken können. Manches lässt sich zugunsten einer solchen Vermutung anführen. Wir wissen, dass im Nervengewebe Lipochrome häufig vorkommen; das hellgelbe Pigment der Ganglienzellen, Gliazellen und Nervenfasern wird ihnen zugerechnet. Der eigentümliche Fettglanz unseres Pigments wurde schon öfter betont. In der älteren Literatur wird es auch geradezu als gelbes körniges Fett oder als fettähnliche Molekularmasse bezeichnet. Aber bei näherer Prüfung lässt sich diese Meinung nicht aufrecht erhalten. Das Pigment widersteht unverändert der Einwirkung des absoluten Alkohols auch bei Siedehitze. Es kann, ohne eine Veränderung zu erfahren, nach tagelangem Verweilen in absolutem Alkohol mit Äther oder Chloroform behandelt werden. Ebensowenig gelang es, mit Sudan oder Scharlachrot eine Färbung zu erzielen. Nur Osmiumsäure brachte doch eine sichtbare Wirkung hervor. Lässt man frische Präparate 24 Stunden in einprozentiger Osmiumsäurelösung, so wird das Pigment allerdings nicht geschwärzt, wie ein Lipochrom, aber es nimmt doch einen dunkleren, bräunlichen oder schwärzlichgrünen Farbenton an; die grösseren Schollen erscheinen mattglänzend mit breitem dunkelolivenfarbigen Saum. Auch nach vorhergehender Chromierung wird das Pigment durch Osmiumsäure leicht gebräunt, nur vereinzelte Körnchen und Häufchen auch geschwärzt.

Auch an eine Myelinsubstanz zu denken liegt nahe, wo es sich um schollige Einlagerungen des Nervengewebes handelt. Mich erinnerte das Bild der pigmentierten Fasern schon rein äusserlich immer an degenerierende, besonders segmental degenerierende Nervenfasern, und diese Ähnlichkeit wurde durch die Neutralrotfärbung noch gesteigert. Dass Myelin auch im Gliagewebe vorkommen kann, ist bekannt. Besonders nach Wlassak (57) sind es die Gliazellen, in denen das Mark der zentralen Nervenfasern vorgebildet wird, wie nach H. Schultze (49) das der peripheren Nerven in den Schwannschen Zellen entstehen soll. Reich (40) findet in den Gliazellen Protagon und myelinartige Substanzen. Auch beim Abbau der Zerfallsprodukte markhaltiger Fasern soll die Glia in erster Reihe beteiligt sein. Dazu kommt noch eine beachtenswerte Angabe Luschkas. Er konnte in Präparaten des Hinterlappens der Hypophyse nach Zusatz von Wasser oft Myelinformen beobachten und meint, dass diese kaum aus den Nervenfasern stammen, sondern aus zelligen Elementen, in deren Innerem sie vorgebildet, erzeugt oder freigemacht würden. Ich konnte am frischen Pigment auch bei mehrstündiger Einwirkung von destilliertem Wasser keine Quellung sehen, auch dann nicht, wenn ich erwärmtes und heisses Wasser hierzu benützte. Auch die Wirkungslosigkeit der meisten oben angeführten Reagentien spricht in gleichem negativen Sinne. Ebenso versagte auch die Weigertsche Markscheidenfärbung; sie bräunte die Pigmentkörnchen kaum, die sich mit Eisenhämatoxylin so prompt schwärzen.

Von sonstigen Reaktionen will ich nur noch folgende anführen. Mit Ferrocyankalium-Salzsäure liess sich kein Eisen nachweisen, nur ganz vereinzelte Körnchen wurden intensiv blau. Mit Säuren erzielte man keine Veränderung. Das gilt von verdünnter und konzentrierter Essigsäure, Salz- und Salpetersäure. In erwärmter konzentrierter Schwefelsäure wurde das Pigment dunkler. Kochsalzlösung (10%) war ohne jegliche Wirkung. In Jod-Jodkalilösung wurde der Farbenton ein wenig nach Reingelb bis Gelbbraun hin abgeändert.

Nur durch die Ätzalkalien wurde das Pigment angegriffen. Kali- und Natronlauge wirkten gleich, verdünnt wie konzentriert. Bei Zusatz von 10%iger Kalilauge quillt das Gewebe und somit auch die pigmentführende Faser mit einem Ruck auf. Dadurch

rücken die Pigmentkörner weiter voneinander. Das ist das erste sichtbare Ergebnis. Bei längerem Zuwarten sieht man dann deutlich, wie die Schollen abblassen und endlich in eine farblose körnig-krümelige Masse zerfallen. Jedenfalls erfolgt die Lösung bei Stubentemperatur ziemlich langsam. Noch nach 24 Stunden findet man blasse feinkörnige Häufchen und verwaschene diffus gelbliche Flecke als Reste der Pigmenthaufen. Ähnlich wirkt auch Ammoniak auf das frische Präparat. Der Quellung des Fasergewebes folgt langsam Entfärbung, Zerfall und Lösung der Schollen. In den Ammoniakpräparaten traten regelmässig, aber spärlich, gewundene verschlungene und konzentrische Fadenbildungen auf, die an Myelinformen erinnerten, ohne dass sich irgend ein Anhaltspunkt ergab, sie auf die Pigmentkörner zu beziehen. Dafür war auch ihre Zahl und Menge eine viel zu geringe. Durch Fixierung in ammoniakalischem Alkohol leidet das Pigment in keiner Weise.

Eine bestimmte Meinung über die Natur des Pigments konnte ich mir nicht bilden. Keinesfalls handelt es sich um Fett, wie ältere Autoren glaubten, noch um ein Lipochrom.

Ich halte es für wahrscheinlich, dass dem Pigmentierungsprozess ein Abbauprodukt zugrunde liegt. In dieser Vermutung werde ich durch den Umstand bestärkt, dass die Menge des Pigments mit dem Alter ganz erheblich wächst. Reichlich findet man es schon in den mittleren Lebensjahren, in höherem Alter — bei Individuen von 60—70 Jahren — aber so massenhaft, dass Pigmenthaufen an Pigmenthaufen liegt und kaum eine Faser ganz frei zu sein scheint. Beim Neugeborenen ist es recht dünn gesät; selten glückt es, eine pigmentierte Zelle, öfter eine körnige unpigmentierte Anschwellung aufzufinden. Bei einem vierjährigen Mädchen sind pigmentierte Zelleiber nicht mehr allzu spärlich anzutreffen, ebenso Faserauftreibungen, mit pigmentierten und unpigmentierten Körnern angefüllt. Vom 10. bis zum 20. Lebensjahre werden schon regelmässig pigmentierte, teilweise pigmentierte und farblose Körnermassen in den Gliafasern gefunden. Meist sind die pigmentierten Anschwellungen noch zart und langgestreckt. Als Ausnahme muss ich es bezeichnen, dass bei einem 15jährigen idiotischen Knaben schon sehr reichliches Pigment vorhanden war. Vom 20. bis zum 30. Lebensjahr ist in Zupfpräparaten stets, und in Schnittpräparaten, wenn sie die Mitte des Hinterlappens treffen,

Pigment immer leicht nachweisbar. Vom 30. Lebensjahre aufwärts treten die Pigmentzüge schon reichlich und gehäuft auf. Als nicht ganz in das allgemeine Bild passend, will ich zwei Fälle herausheben. Bei einer 37jährigen graviden Frau war die Menge viel geringer als man erwarten durfte; bei einem 40jährigen Paralytiker dagegen wurde die Norm weit übertroffen. Vom 40. bis zum 50. Lebensjahre finde ich regelmässig sehr reichliche und mächtig entwickelte Pigmenthaufen; aber geradezu massenhaft bei einem 45jährigen Mann, der einen Hirntumor hatte. Nach dem 50. Lebensjahre kommen ausnahmslos sehr dichte und ausgedehnte Anhäufungen zur Beobachtung. Vom 60. Lebensjahre ab wird oft eine dunklere Färbung zu bemerken sein; die einzelnen Schollen sind oft gröber und klumpig; in einzelnen Fasern erscheinen reihenartig angeordnete Fettkügelchen.

Wenn wir diese summarische Zusammenstellung nochmals überblicken, so ergibt sich ungezwungen eine Vermehrung des Pigments mit zunehmendem Alter. Gleiches wird bekanntlich auch von anderen Stellen berichtet, so vom hellgelben Pigment der Ganglien- und Gliazellen (s. Obersteiner [35]), vom Pigment der Niere, Nebenniere, Leber, des Herzens, Nebenhodens und der Samenblasen (Maas [25]). Bemerken will ich nur, dass ich in meinen Präparaten bei Graviden — ohne dass ich sonst zwischen männlichen und weiblichen Neurohypophysen Unterschiede feststellen konnte — weniger Pigment fand als ihrem Alter entsprochen hätte und bei Hirnkranken auffallend mehr. Dass es sich um zufällige Befunde handle, möchte ich für den zweiten Fall nicht gern zugeben, weil die Abweichung so auffallend war. Schon bei einem 15jährigen Idioten fand sich eine Pigmentmenge, die noch für das doppelte Alter hätte als reichlich gelten können. Die Hypophyse eines 40jährigen Paralytikers übertraf in dieser Richtung selbst die Greisenhypophyse. Ebenso überraschte bei einem 45jährigen Manne mit Tumor cerebri ein unverhältnismässiger Pigmentreichtum.

Um die Menge des Pigments verlässlich abschätzen zu können, darf man sich nicht auf einzelne Schnittbilder verlassen. Zupfpräparate ermöglichen schon eher eine Übersicht, weil man viel Material auf einmal untersuchen kann. Um Schnittpräparate in diesem Punkte vergleichbar zu machen, müssen die Schnitte am besten sagittal ungefähr durch die Mitte der Hypophyse geführt

werden. Das liegt an der räumlichen Verteilung des Pigments. Am dichtesten gehäuft ist das Pigment in der Medianebene, an der Basis des Hinterlappens, in der an den Vorderlappen angrenzenden Region. Weniger stark pigmentiert erscheinen die oberen Partien samt dem Stiele und weit geringer die seitlichen und hinteren Randteile. Ist die Pigmentierung aber auf voller Höhe, dann erweitert sich ihr Verbreitungsbezirk nach allen Richtungen hin und dehnt sich auch auf die ganze Länge des Stiels aus. Um die Pigmentverteilung auch für das freie Auge schon deutlich zu machen, braucht man die Hypophyse nur für 24 Stunden in wässerige Sublimatlösung einzulegen. Die pigmentreichen Bezirke heben sich dann durch ihre Braunfärbung sehr scharf von der weissgebleichten Umgebung ab. Befremdend dürfte die Mitteilung klingen, dass man auch in einer schmalen anstossenden Grenzzone des Vorderlappens interfollikulär ganz das gleiche Pigment wiederfindet. Die Beschränkung auf die nächste Nachbarschaft der Neurohypophyse und der Mangel einer scharfen Abgrenzung der beiden Lappen bei erwachsenen und besonders bei älteren Individuen machen es sehr wahrscheinlich, dass auch hier die Glia Trägerin des Pigments ist, welche bei der gegenseitigen Durchdringung der Grenzzonen zwischen die epithelialen Bildungen des Vorderlappens hineingeriet. Auch in der Hypophyse des Pferdes dringen stellenweise Züge von Gliagewebe tief zwischen die angrenzenden Epithelhaufen und Kolloidfollikel ein, was sich schon durch eine einfache Pikrofuchsinfärbung feststellen lässt. Um etwas anderes aber handelt es sich wohl in den Fällen von abnormer Pigmentierung des Vorderlappens, welche Benda (2) zweimal in Basedowhypophysen und einmal bei einem Zwerge beobachten konnte.

Die ungewöhnliche intensive Pigmentierung der Neurohypophyse des Menschen ist unter den Merkmalen, die ihr der übrigen Glia gegenüber eine Sonderstellung sichern, das auffallendste. Man ist im allgemeinen geneigt, die Glia für ein passives Stützgewebe anzusehen. Nur wenige heben auch ihre stofflichen Leistungen hervor. Wlassak (57) hat ihre Rolle bei der Markbildung genauer verfolgt, und von den Pathologen wird ihr eine wichtige Aufgabe bei der Verarbeitung und Wegschaffung der Degenerationsprodukte des Nervengewebes zugeschrieben. Nun aber sehen wir in der Neurohypophyse des Menschen, wie normaler-

weise in der reifen Glia eine weitgehende substantielle Umwandlung Platz greift. Was aber dabei ganz besonders merkwürdig ist, nicht der protoplasmatische Zelleib ist der Hauptsitz dieser Vorgänge, sondern in viel höherem Grade die von ihm abgehende differenzierte Gliafaser. Auch wenn man sich vor Augen hält, dass diese Glia für die ihr anderen Orts zukommende Leistung einer Stützsubstanz nervöser Elemente in geringerem Grade ausgebildet ist, und dass sie der unentwickelten, nicht voll differenzierten Glia näher steht, wird man über das Maß der Leistung staunen, die zur Aufstapelung solcher Pigmentmassen führt. Man könnte einwenden, dass auch Ganglienzellen, deren eigentliche Funktion doch auch in anderer Richtung liegt, Pigment ablagern, dessen Menge auch mit dem Alter zunimmt. Aber abgesehen davon, dass dieses Pigment andere Eigenschaften zeigt, stimmt der Vergleich auch sonst nicht. In der Ganglienzelle ist das Pigment auf einen bestimmten Bezirk des Zelleibes beschränkt. Wenn es zunimmt, dehnt sich dieser Bezirk innerhalb der Zelle aus, ohne dass dabei das Volum der Zelle wächst. Es ist daher die Vermutung berechtigt, dass hier das Pigment aus einer Umwandlung der ursprünglichen Zellsubstanz hervorgehe. Das trifft für die Glia der Neurohypophyse nicht zu. Hier ist die Pigmentierung mit einer bedeutenden Massenzunahme der befallenen Elemente verbunden. Die Substanz einer normalen Faser würde nur eine bescheidene Menge Pigment zu liefern vermögen. Wir sehen aber, dass die Pigmentmassen so erheblich sind, dass ihre Einlagerung mächtige Anschwellungen der Faser hervorruft. Es kann sich demnach nicht bloss um einen Zerfall der Fasersubstanz handeln, sondern es muss das der Anschwellung zugrunde liegende Material erst erzeugt oder aufgenommen und verarbeitet werden. Gegen die Aufnahme der pigmentierten Substanz als solcher, etwa auf dem Wege der Phagocytose, spricht der Umstand, dass wir sie nirgend frei ausserhalb der Gliaelemente aufzufinden vermochten. Darum muss man annehmen, dass die Pigmentierung erst innerhalb der Fasern zustande kommt. Woher stammt aber das Material? Der Beantwortung bieten sich zwei Möglichkeiten dar. Es gehört entweder zur normalen Lebenstätigkeit dieser Elemente, pigmentierte Substanz aufzubauen, oder sie werden durch besondere, äussere Umstände in die Lage gebracht, solche Stoffe aufzuspeichern. Im ersteren

Falle erfolgt das Wachstum auf Kosten der vom Blutstrom zugeführten Nährstoffe, und das gewonnene Plus wird in eigenartiger Weise verarbeitet. Dabei bleibt es merkwürdig, dass nicht der protoplasmatische Zelleib, sondern hauptsächlich die Faser Sitz der Zunahme und Verarbeitung ist und ausserdem noch in so sonderbarer diskontinuierlicher Verteilung. Im zweiten Falle könnten Stoffe, die aus der Nachbarschaft stammen, kurzerhand von der Glia resorbiert oder phagocytiert werden, wie dies auch im degenerierten Nervengewebe geschieht, um dann noch innerhalb der Faser in eigenartiger Weise umgewandelt zu werden. Wie wir noch sehen werden, fehlt es auch für diese zweite Möglichkeit nicht ganz an tatsächlichen Grundlagen; aber eine bestimmte Entscheidung zu bringen, bin ich nicht in der Lage.

Eines aber darf unter allen Umständen behauptet werden. Woher immer das Material stammen möge, die Aufspeicherung und Verarbeitung spricht auf alle Fälle für eine sehr ausgebildete Fähigkeit des Stoffumsatzes. Es scheint, dass das Gewebe der Neurohypophyse des Menschen trotz seiner gliösen Natur mit einer besonderen Fähigkeit zu stoffverarbeitenden, produktiven Leistungen ausgestattet sei. Ob sich darin auch gleich eine bedeutungsvolle Funktion ankündigt, die für dieses gliöse Organ dann in ganz anderer Richtung liegen würde als seiner Genese und Bauart entspricht, dies zu entscheiden, reichen unsere gegenwärtigen Kenntnisse nicht aus. In neuerer Zeit spricht man gern von einer „Infundibulardrüse“ der Säugetiere oder von einer infundibularen Drüse mit innerer Sekretion, welche das „Infundibulin“ liefern soll; aber solche Benennungen eilen dem tatsächlichen Wissen weit voraus.

Lange hat mich der Gedanke beschäftigt, dass die Ablagerung des Pigments irgendwie mit den eigenartigen Beziehungen der Neurohypophyse zum Vorderlappen zusammenhängen könnte. Die Fähigkeit der Glia, Stoffe, die sich ihr gelegentlich darbieten, aufzunehmen und zu verarbeiten, ist bekannt. Erst kürzlich hat Marchand (26) diesen Vorgang wieder näher beleuchtet, der im degenerierten Nervengewebe zur Bildung gliöser Körnchenzellen führt; Krückmann (21) konnte zeigen, dass unter pathologischen Verhältnissen das Pigment der Retina von ihren gliösen Stützfasern aufgenommen werden kann. So wäre

es bei der besonderen Beschaffenheit der Glia der Neurohypophyse umso leichter verständlich, dass gewisse Stoffe, die man hier in ihrem ursprünglichen oder umgearbeiteten Zustande antrifft, nicht an ihrem Fundort entstanden sein müssen, sondern ihre Quelle in dem sehr aktiven drüsigen Vorderlappen haben. Die Anschauung, dass auch dieser ein rudimentäres bedeutungsloses Organ sei, ist endgültig beseitigt. Es unterliegt keinem Zweifel, dass er eine sehr wichtige Rolle im Organismus spielt und unter den Drüsen mit innerer Sekretion durch ganz besonders prägnante Korrelationen zu anderen Organen — ich nenne nur die Schilddrüse und die Keimdrüsen — ausgezeichnet ist. Dass ein solches Organ Erzeugnisse seiner Tätigkeit in Umlauf bringen muss, liegt auf der Hand; dass daher mancherlei bei der innigen Verbindung der beiden Lappen auch in die Neurohypophyse gelangt, ist gewiss. Aber bestimmte Angaben lassen sich nicht machen, bestimmte Schlüsse nicht ziehen, man muss sich damit begnügen, auf diese Möglichkeiten hinzuweisen.

Ausser dieser fraglos anzunehmenden aber wenig klaren Wechselwirkung bestehen noch recht sinnfällige gröbere Beziehungen zwischen Vorder- und Hinterlappen. An der Begrenzungsfläche ist der Neurohypophyse Drüsengewebe dicht angelagert, nur durch eine schmale Bindegewebszone getrennt; auch längs der Vorderfläche des Stiels zieht Drüsengewebe weit nach aufwärts. Wir wollen diese Verhältnisse genauer betrachten. Im Laufe der Entwicklung wird die Höhle des Hypophysensäckchens immer mehr gegen den Hinterlappen hin verdrängt und eingeengt (Salzer [46]), da vornehmlich die vordere Wand durch Wucherung ihrer Elemente die Anlage des Drüsenkörpers erzeugt. So bleibt endlich ein relativ schmaler und wenig umgewandelter Streifen der hinteren Wand dem Infundibularteil als „Epithelsaum“ (Lothringer) angelagert, der nur durch den Umschlagsteil mit dem Hauptkörper zusammenhängt, sonst aber durch den spaltförmigen Rest der Hypophysenhöhle von ihm geschieden wird. Solche Verhältnisse findet man bei vielen Säugetieren und auch beim Kinde. Beim Erwachsenen ist die früher einheitliche Spalte in zahlreiche, mit kolloiden Massen erfüllte Hohlräume zerteilt, und dadurch wird der — schon immer unansehnliche, niedrige — Epithelsaum unterbrochen und undeutlich. Wo der Epithelsaum gut ausgebildet

ist, wie beim Pferd, Rind, Schaf, Ziege, Schwein, Hund, Katze, wird er von mehreren Zellagen aufgebaut und ähnelt einem geschichteten Epithel, dessen Höhe nach der Spezies und nach dem Alter wechselt, bei der neugeborenen Katze 3—6, bei der erwachsenen 8—12 Zellagen umfasst.

Die Schichtung entspricht keinem der Typen eines geschichteten Epithels, da die Zellen von der Basis bis zur freien Fläche alle ziemlich gleichartig sind und hie und da eine Kolloidkugel einrahmen. Vom Hinterlappen wird der Epithelsaum durch eine zarte, blutgefässreiche Schicht von Bindegewebe getrennt. Von dieser strahlen feinste Bindegewebszüge, mit Blutgefässen, senkrecht zur Grenzfläche durch die ganze Dicke des Epithelsaums. Diese Septula führen langgestreckte, dunkelgefärbte Kerne, die allenthalben zwischen den Epithelzellen angetroffen werden, basal, mittelständig und bis an die freie Fläche reichend, wo sie sich häufig sogar ein wenig kolbig verbreitern (s. Taf. XV, Fig. 4).

Am besten würde man den Epithelsaum charakterisieren, wenn man ihn als einen flach ausgebreiteten Epithelkörper bezeichnet, wodurch auch die Mitbeteiligung von Bindegewebe und Blutgefässen an seinem Aufbau sofort verständlich wird. Die Benennung „Epithelsaum" hat einige Verwirrung angerichtet, da manche ihn als ein Deckepithel der freien Fläche des Hinterlappens angesehen zu haben scheinen und dadurch veranlasst wurden, die vorhandenen Bindegewebssepta anders zu deuten. So behauptet G. Retzius (43), dass der Epithelsaum „nicht, wie Lothringer sagt, aus einer mehrere Zellreihen hohen Epithelschicht" besteht und beruft sich auf die Bilder, die er mit der für diese Zwecke sicher ungeeigneten Golgimethode erhielt. Er fand schmale, fadenartige, durch die ganze Höhe des Saumes reichende, Epithelzellen ähnelnde Zellen: „Die Zellenkerne liegen besonders oft in der Nähe des äusseren Endes, das innere Ende der fadenförmigen Zellen verbreitert sich oft zu einem dreieckigen Fusse, der gegen das eigentliche Gewebe des Trichterlappens stösst."

Es ist klar, dass diese fadenartigen Gebilde, die auch Trautmann (53) beschreibt, und alle die mehrfach erwähnten säulenförmigen und zylindrischen Elemente des Epithelsaumes nichts anderes sind als die eben geschilderten feinen kernführenden

Bindegewebsseptula, wovon man sich durch jede gute Bindegewebsfärbung leicht überzeugen kann.

Ebensowenig kann ich mich mit der Darstellung von Joris (16, 17) befreunden, nach welcher Ependymzellen aus der Wand der Infundibularhöhle auswandern und sich zwischen die Epithelzellen schieben sollen, um gemeinsam mit ihnen den Saum zu bilden. Immerhin aber bedeutet sie einen kleinen Fortschritt, da derselbe Autor noch kurz vorher behauptet hatte, dass sogar der ganze Epithelsaum aus ausgewanderten Ependymzellen bestehe (15).

Wo ein gut ausgebildeter Epithelsaum bestehen bleibt, liegt er dem Hinterlappen dicht an. Man darf ihn, wenn man will, anatomisch diesem auch zurechnen, da er bei der Trennung beider Lappen, besonders dann, wenn eine einheitliche Hypophysenspalte persistiert (Hund, Katze, Rind), natürlich am Hinterlappen haften bleibt. Aber nach seiner Entwicklung und seinem Bau gehört er zum Gewebe des Vorderlappens.

Es besteht demnach eine innige Verbindung zwischen Neurohypophyse und Drüsengewebe, die dadurch noch intimer wird, dass — nach übereinstimmenden Angaben zahlreicher Beobachter — oft Epithelzellen des Saumes einzeln und gruppenweise in den Hinterlappen eindringen.

Trautmann (53) hat bei alten Tieren häufig Epithelsaumsubstanz im cerebralen Lappen inselweise verstreut gefunden. Noch ausgiebiger aber wird der Hirnlappen von Drüsengewebe dann durchsetzt, wenn ein zusammenhängender Epithelsaum überhaupt nicht mehr vorhanden ist. Besonders ausgeprägt ist dies beim Menschen der Fall, bei dem der Epithelsaum, schon im Kindesalter niedrig, in späteren Jahren kaum noch nachweisbar ist, so dass der Drüsenkörper und die hier sehr zahlreichen Drüsenbläschen unmittelbar an die Neurohypophyse angrenzen. Da ist es nun eine ganz gewöhnliche Erscheinung, dass solche kolloidhaltige Acini sich in den Hinterlappen vorschieben, auch den Zusammenhang mit dem Vorderlappen ganz verlieren und dann frei mitten in der Neurohyophyse auftauchen. Man kann über die Herkunft dieser ortsfremden Einschlüsse gar nicht im Zweifel sein, weil sich ihr Vordringen häufig ganz klar nachweisen lässt und ihre Identität mit den gleichen Bildungen im Vorderlappen nicht anzuzweifeln ist. In der Folge scheint aber die Loslösung

vom natürlichen Standorte doch schädlich zu wirken, die Blasen erreichen oft eine ganz ungewöhnliche cystische Grösse, ihr Wandepithel wird ganz abgeflacht oder geht auch zugrunde, und es wird eine Menge grosser und kleiner Kolloidklumpen frei.

Eine andere, beim Menschen sehr auffallende Erscheinung ist die Einwanderung von Zellen des Vorderlappens, die dem basophilen Typus angehören (Erdheim [10]). Manchmal treten sie nur vereinzelt auf oder in kleinen Gruppen (s. Taf. XV, Fig. 2), manchmal aber durchsetzen ganze Züge verzweigter Epithelstränge die Neurohypophyse. Es scheint, dass dieser Vorgang vorwiegend im späteren Lebensalter statthat; aber in geringerem Ausmaße konnte ich ihn auch schon bei Kindern nachweisen, und im mittleren Lebensalter (um 40 Jahre) habe ich ihn oft in voller Ausbildung gefunden.

Man muss doch wohl daran denken, dass die Ansiedlung all dieser fremden Eindringlinge für die autochthonen Elemente der Neurohypophyse nicht ganz gleichgültig sein kann. Es kann sich doch nicht bloss um eine mechanische Einschiebung handeln. Die von ihrem ursprünglichen Standort, aus ihren naturgemässen Lebensbedingungen gerissenen Elemente werden auf dem fremden Boden kaum sofort ihre Lebenstätigkeit einstellen. Sie werden auch dort zunächst in ihrer eigenen Weise weiterleben, und die Produkte ihrer Lebenstätigkeit fallen dem Hinterlappen zu. Oder angenommen, dass sie sich auf dem fremden Boden verändern und zum Teil zugrunde gehen, so müssen auch in diesem Falle ortsfremde Produkte im Hinterlappen auftreten, die zur Abfuhr gelangen oder auch den Lebensvorgang der autochthonen Elemente beeinflussen können. Das wird man jedenfalls gelten lassen, wenn auch bestimmte Anhaltspunkte dafür fehlen, dass alle diese Vorgänge mit der Pigmentierung in irgend einem ursächlichen Zusammenhang stehen.

Durch die letztgenannten Erscheinungen wird das Bild der Neurohypophyse verändert und mannigfaltiger. Nicht genug daran, dass der Epithelsaum ihr fest anhaftet, gleichsam ihre Abgrenzung gegen den Drüsenkörper bildet, begegnen wir in ihrem eigenen Gebiet einem Mischgewebe aus bodenständigen und eingewanderten Elementen. So enthält der als Hinterlappen bezeichnete Organteil schliesslich eine ansehnliche Menge

epithelialer, drüsiger Elemente und Produkte, die sämtlich aus dem Vorderlappen stammen, also genetisch und histologisch zum Gewebe des vorderen Drüsenkörpers gehören. Kölliker (20) hat die Meinung ausgesprochen, dass der Lobus infundibuli der Hypophysis, „wie das Vorkommen von Drüsenblasen beim Menschen lehrt, in der Umbildung in eine Infundibulardrüse im Sinne von v. Kupffer begriffen ist. Mir scheint diese Vorstellung der Ansicht v. Kupffers (22) und dem von Rabl-Rückhard (38) geschaffenen Begriff der „Infundibulardrüse" direkt zu widersprechen. Diese ist eine ureigene Drüsenbildung des Lobus infundibuli, eine wirkliche „Hirndrüse", deren Schläuche aus Verzweigungen der Infundibularhöhle hervorgehen. v. Kupffer (22) selbst dachte nicht im entferntesten an eine solche fortschreitende Umbildung zu einer Infundibulardrüse, sondern sagte im Gegenteil: „Dass der knopfförmige, durch den massiven Stiel mit der Spitze des Infundibulum zusammenhängende hintere Lappen des Hirnanhanges des Menschen als verödete Infundibulardrüse aufzufassen ist, . . . bedarf nicht weiterer Auseinandersetzung". Die vom Vorderlappen in die Neurohypophyse gelangenden epithelialen Elemente und Drüsenbildungen können wohl die Beschaffenheit der Neurohypophyse wesentlich verändern, aber sie können sie niemals zu einer „Infundibulardrüse" umschaffen, deren Auskleidung vom Epithel der Infundibularhöhle und somit vom Medullarepithel abstammen müsste.

Ich kann auch denen nicht beipflichten, welche, wie Herring (14) die Neurohypophyse schon deshalb eine „Drüse" nennen, weil drüsige Zellen des Vorderlappens ihr anhaften und sie — ziemlich regellos und inkonstant — durchsetzen. Diese sollen die aktiven Elemente der „Hirndrüse" darstellen. Man kann aber die Bestimmung des Wesens eines Organs doch nicht von zufälligen Vorkommnissen abhängig machen. Sonst müsste eine Neurohypophyse, in welche gerade keine Drüsenzellen eingedrungen sind, wieder aus der Reihe der Drüsen gewiesen werden. Das geht wohl doch nicht an. Die Neurohypophyse ist entweder unter allen Umständen eine Drüse, oder sie ist überhaupt keine. Deshalb erscheint mir die Bezeichnung „Hirndrüse" nicht gerechtfertigt und der Satz: „The posterior lobe of the mammalian pituitary is a brain gland . . ." nicht geeignet, Stellung und Bedeutung dieses Organs richtig zu kennzeichnen.

In dem von Joris gebrauchten Sinne könnte man eher von einer infundibularen Drüse sprechen, wenn die seiner Auffassung zugrunde liegenden Daten nicht so ungenügend wären. Joris (15—17) ist überzeugt, dass die Neurohypophyse eine Drüse ist. Mit der Infundibularhöhle zusammenhängende Drüsenbildungen findet er allerdings bei erwachsenen Säugetieren nicht mehr. Aber der Drüsencharakter kommt nach ihm überhaupt weniger in typischen Drüsenformationen zum Ausdruck, als vielmehr in der sekretorischen Tätigkeit der aus der Wand der Trichterhöhle stammenden und ringsum in die Peripherie ausstrahlenden Zellen. Man trifft solche sezernierende Zellen dann nicht nur überall, einzeln und in Gruppen, im Stroma des Hinterlappens verstreut, sie siedeln sich angeblich auch frühzeitig zwischen den Zellen des Epithelsaumes an, so dass dieser — der „Lobule paranerveux" — eigentlich ein Gemisch sekretorischer Zellen darstellt, von denen die einen aus der hinteren Wand der Rathkeschen Tasche, die anderen aber aus der Wand der Infundibularhöhle abstammen sollen.

Aber das Epithel des Saumes ist tatsächlich kein Mischgewebe. Seine Zellen sind durchaus gleicher Herkunft und Art und gehen ununterbrochen in die stammesgleichen Zellen des Umschlagsteiles über. Bindegewebsbälkchen strahlen ein und Blutgefässe, und stellenweise unterbricht wohl auch ein vordringender Zug von Glia des Hinterlappens die Kontinuität der Grenze. Aber in solchen Fällen sind die differenten Gewebsarten auch leicht zu unterscheiden. Die wesentlichen Elemente des Saumes sind Epithelzellen und gehören genetisch ausschliesslich zum Gewebe des Vorderlappens. Sie stammen nicht aus zweierlei Quellen, und somit beweisen die von ihnen produzierten Sekrete nichts für die drüsige Natur des Gewebes der Neurohypophyse. Und wenn die inmitten des Hinterlappens gefundenen Sekrete denen des Epithelsaumes gleichen, dann sind sie auch sicherlich nicht von seinem autochthonen Gewebe gebildet worden. Die von Joris (16) angeführten Momente scheinen mir keine vollgültigen Beweise für seine Behauptung zu erbringen: „Le lobe postérieur est donc une glande . . . La glande fonctionne normalement et activement" (pag. 25 und 26).

Von anderen wurde die Neurohypophyse ohne alle Rücksicht auf Bau und Elemente, bloss auf Grund physio-

logischer Experimente eine Drüse genannt. Man rechnete sie kurzweg zu den Drüsen mit innerer Sekretion, weil man wirksame Extrakte aus ihrer Substanz darstellen konnte, die insbesondere die Harnabsonderung bedeutend zu steigern vermögen (Schäfer and Herring [48]). Es scheint, dass tatsächlich diese Extrakte aus dem eigenen Gewebe des Hinterlappens stammen und nicht — wie man sonst glauben könnte — auf beigemischte drüsige Elemente des Vorderlappens zurückzuführen sind. Übereinstimmend wird angegeben, dass sich diese Extrakte aus dem Vorderlappen nicht gewinnen lassen; einige Autoren (Salvioli und Carraro [45], Foderà und Pittau [11a]) erhielten die gleichen Wirkungen auch nach Abtrennung des Epithelsaums vom Hinterlappen. Es ist auch ohnedies nicht wahrscheinlich, dass der Epithelsaum dabei eine Rolle spielt, weil man auch mit den Extrakten der menschlichen Neurohypophyse, die gar keinen richtigen Epithelsaum besitzt, dieselben Resultate erhält. (Mündliche Mitteilung von Prof. Wiechowski.) Da es also der Vorderlappen nicht ist, der Epithelsaum auch nicht, so sind es auch kaum die eingewanderten epithelialen Elemente, welche die Extraktwirkung verursachen. Denn ihr Vorkommen ist wechselnd, und erreicht bei Tieren überhaupt, soviel ich sehe, nicht eine solche Ausdehnung wie beim Menschen. Dass die Pigmentmassen an dem Phänomen ganz unbeteiligt sind, geht schon aus ihrer Unlöslichkeit hervor. Es besteht demnach, wie ich glaube, keine Veranlassung, daran zu zweifeln, dass wirklich die Extrakte der Neurohypophyse die wirksamen Stoffe liefern. Das ist gewiss in hohem Maße interessant. Aber ich kann nicht verstehen, wie man schon daraus allein schliessen darf, dass die Neurohypophyse eine Drüse sei. Meines Wissens ist noch von niemandem der Beweis erbracht worden, dass diese Substanz auch wirklich sezerniert werde. Es braucht doch nicht näher ausgeführt zu werden, dass die Möglichkeit, aus einem Organ irgendwie wirksame Extrakte zu bereiten, noch keineswegs den Schluss rechtfertigt, dass die Funktion dieser Organe darin bestehe, solche Substanzen zur Ausscheidung zu bringen. Gerade aus den Organen, die man als Typen der „Drüsen mit innerer Sekretion“ hinstellen kann — Schilddrüse, Epithelkörperchen, Vorderlappen der Hypophyse — konnten analoge, rapid wirkende Extrakte nicht gewonnen werden. Daher scheinen mir auch alle Angaben

über Korrelationen zwischen der supponierten physiologischen Infundibulardrüse und anderen Drüsen mit innerer Sekretion auf sehr unsicherem Grunde zu stehen.

Wie wir eben gesehen haben, ist die Neurohypophyse der Säugetiere in letzter Zeit oft und von ganz verschiedenen Gesichtspunkten aus eine Drüse genannt worden. Es stellt sich aber heraus, dass diese Einreihung sich nicht auf einwandfreie Gründe stützen kann.

Die Neurohypophyse ist keine Infundibulardrüse im Sinne Rabl-Rückhards und v. Kupffers; denn die Infundibularhöhle ist sehr reduziert und erzeugt keine Drüsenbildungen. Sie ist auch nicht auf dem Wege zur Umbildung in eine Infundibulardrüse; denn die vorhandenen Drüsenbläschen, die Kölliker auf diesen Gedanken brachten, sind unregelmässige Einwüchse aus dem angrenzenden Vorderlappen und keineswegs in genetischer Beziehung, nicht einmal in räumlicher Verbindung mit der Infundibularhöhle.

Man nannte sie ferner eine Drüse, weil ihre eigenen vom Ependym stammenden, im Fasergewebe verstreuten zelligen Elemente sezernieren sollten (Joris). Auch dafür ist kein Beweis erbracht worden. Die Sekrete im Epithelsaum rühren ebenso wie die im Körper des Hinterlappens von den zum Vorderlappen gehörenden Epithelzellen her.

Man nannte sie endlich eine Drüse, ohne alle Rücksicht auf Entwicklung, Bau und Art ihrer Elemente, bloss auf Grund der Wirksamkeit ihrer Extrakte. Ganz abgesehen davon, dass wir eine derartige Begriffsbestimmung nicht gutheissen können, fehlt bisher jeglicher Nachweis dafür, dass die extrahierbaren Stoffe auch wirklich im Organismus zur Sekretion und Wirksamkeit gelangen.

Auffallend ist die intime Verbindung der Neurohypophyse, besonders der des Menschen, mit dem Drüsenkörper des Vorderlappens. Aber weder ihr Bau, noch die reiche Pigmentproduktion, noch die massenhafte Durchsetzung mit drüsigen Elementen und Produkten des Vorderlappens machen es wahrscheinlich, dass sie eine wichtige Rolle im Organismus spiele oder in aufsteigender Entwicklung begriffen sei.

Prag, November 1909.

Literaturverzeichnis.

1. Benda, C.: Über den normalen Bau und einige pathologische Veränderungen der menschlichen Hypophysis cerebri. Verhandlg. d. physiol. Ges. Berlin, Jahrg. 1899/1900. (Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt. 1900.)
2. Derselbe: Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie der menschlichen Hypophysis cerebri. Berliner klin. Wochenschr. 1900.
3. Derselbe: Pathologische Anatomie der Hypophysis. Handbuch d. pathol. Anatomie d. Nervensystems. Berlin 1903.
4. Berkley, H. J.: The Nerve Elements of the Pituitary Gland. Johns Hopkins Hospital Reports. Report in Neurology II, Vol. IV. Baltimore 1894.
5. Burdach, C. Fr.: Vom Baue und Leben des Gehirns. Leipzig 1826.
6. Cajal, S. R.: Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del encefalo. Anal. de la Soc. espan. de historia natur., 1894.
7. Diamare, V.: Metaplasma ed immagini di secrezione nelle capsule soprarenali. Archivio Zoologico, Vol. I. Napoli 1903.
8. Erdheim, J.: Zur normalen und pathologischen Histologie der Glandula thyreoidea, parathyreoidea und Hypophysis. Zieglers Beiträge, Bd. 33, 1903.
9. Derselbe: Über Hypophysenganggeschwülste und Hirncholesteatome. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Kl., Bd. 113, Abt. III, 1904.
10. Derselbe und Stumme, E.: Über die Schwangerschaftsveränderung der Hypophyse. Beitrag zur pathol. Anat. und zur allgem. Pathol., Bd. 46. Jena 1909.
11. Fischer, O.: Einige Bemerkungen über die Färbung pathologischer Gliaformationen. Verhandlg. d. Pathol. Ges., Bd. V, 1902.

11a. Foderà e Pittau: Studii sull' Hypophysis cerebri. Pathologica, A. I, 1909.

12. Gierke, H.: Die Stützsubstanz des Zentralnervensystems. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 25 u. 26, 1885/86.
13. Henle, J.: Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Nervenlehre. Braunschweig 1871.
14. Herring, P. T.: The histological appearances of the mammalian pituitary body. Quart. Journ. Exp. Physiol., Vol. I, 1908.
15. Joris, H.: Contribution à l'étude de l'hypophyse. Mémoires publiés par l'Acad. roy. de méd. de Belgique, T. 19, 1907.
16. Derselbe: Le lobe postérieur de la glande pituitaire. Ibid. 1908.
17. Derselbe: L'hypophyse au cours de la gestation. Bull. de l'Acad. roy. d. méd. de Belgique, 1908.

18. Joseph, H.: Untersuchungen über die Stützsubstanzen des Nervensystems. Arbeiten aus den zoolog. Instituten d. Univ. Wien u. d. zoolog. Station Triest, Bd. 13. Wien 1902.

19. Derselbe: Zur Beurteilung gewisser granulärer Einschlüsse des Protoplasmas. Verhandlg. d. Anat. Gesellsch., 18. Vers. Jena 1904.

20. Köllicker, A.: Handbuch der Gewebelehre des Menschen, Bd. II. Nervensystem. Leipzig 1896.

21. Krückmann: Über Netzhautdegeneration, insbesondere im Anschluss an Arteriosclerose. 33. Vers. d. ophthalm. Ges. Heidelberg 1906.

22. Kupffer, v. C.: Die Deutung des Hirnanhanges. Sitzungsber. d. Gesellschaft f. Morph. u. Physiol. München 1894.

23. Lothringer, S.: Untersuchungen an der Hypophyse einiger Säugetiere und des Menschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 28, 1886.

24. Luschka, H.: Der Hirnanhang und die Steissdrüse des Menschen. Berlin 1860.

25. Maas, F.: Zur Kenntnis des körnigen Pigmentes im menschlichen Körper. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 34, 1889.

26. Marchand, F.: Untersuchungen über die Herkunft der Körnchenzellen des Zentralnervensystems. Beiträge z. pathol. Anat. u. z. allgem. Pathol., Bd. 45, 1909.

27. Mayer, Siegmund: Beitrag zur histologischen Technik. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Abt. III, Bd. 85. Wien 1882.

28. Derselbe: Die peripherische Nervenzelle und das sympathische Nervensystem. Arch. f. Psych. u. Nervenkrankh., Bd. 6, 1876.

28a. Derselbe: Über die Wirkung der Farbstoffe Violett B und Neutralrot. Sitzungsber. d. deutsch. naturw.-med. Vereines f. Böhmen „Lotos". Prag 1896.

29. Mihalkowics, v. V.: Wirbelsaite und Hirnanhang. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 11, 1875.

30. Müller, E.: Studien über Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Bd. 55, 1900.

31. Müller, W.: Über Entwicklung und Bau der Hypophysis und des Processus infundibuli cerebri. Jenaische Zeitschrift f. Medizin u. Naturwissenschaft, Bd. 6, 1871.

32. Neubert, W.: Über Glykogenbefunde in der Hypophyse und im Zentralnervensystem. Beiträge z. pathol. Anat. u. z. allgem. Pathol., Bd. 45, Jena 1909.

33. Neumann, E.: Zur Kenntnis der Lipochrome. Virchows Archiv, Bd. 170, 1902.

34. Derselbe: Das Nervenpigment und die Neuronlehre. Virchows Archiv, Bd. 197, 1909.

35. Obersteiner, H.: Über das hellgelbe Pigment in den Nervenzellen und das Vorkommen weiterer fettähnlicher Körper im Zentralnerven-

system. Arbeiten aus dem Neurolog. Institut an der Wiener Universität, Heft 10, 1903.

36. Peremeschko: Über den Bau des Hirnanhanges. Virchows Archiv, Bd. 38, 1867.

37. Plecnik, J.: Zur Histologie der Nebenniere des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 60, 1902.

38. Rabl-Rückhard: Das Grosshirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., Jahrg. 1883.

39. Rathke, H.: Über die Entstehung der Glandula pituitaria. Müllers Archiv f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., 1838.

40. Reich, F.: Über den zelligen Aufbau der Nervenfaser auf Grund mikrohistiochemischer Untersuchungen. I. Teil. Die chemischen Bestandteile des Nervenmarks, ihr mikrochemisches und färberisches Verhalten. Journal f. Psych. u. Neurol., Bd. 8, 1907.

41. Reinke, Fr.: Beiträge zur Histologie des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 47, 1896.

42. Remak, R.: Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin 1855.

43. Retzius, G.: Die Neuroglia des Gehirns beim Menschen und bei Säugetieren. III. Die Neuroglia der Neuro-Hypophyse der Säugetiere. Biologische Untersuchungen. Neue Folge VI. 1894.

44. Rubaschkin, W.: Studien über Neuroglia. Archiv f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 64, 1904.

45. Salvioli et Carraro: Sur la physiologie de l'hypophyse. Archives ital. de biol., Vol. 49, 1908. (Archivio per le sc. mediche, Vol. 31, Torino 1907.)

46. Salzer, H.: Zur Entwicklung der Hypophyse bei Säugern. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 51, 1898.

47. Savagnone, E.: Contributo alla conoscenza della fine struttura dell' ipofisi. Riv. Ital. di Neuropat., Psichiatria ed Elettroterapia, V. II, 1909. (Ref. in „Pathologica", A. I, 1909.)

48. Schäfer, E. A. and Herring, P. T.: On the Action of Pituitary Extracts upon the Kidney. Phil. Transactions. Series B, Vol. 199, 1907.

49. Schultze, H.: Achsenzylinder und Ganglienzelle. Inaug.-Diss. d. med. Fak. Kiel. Leipzig 1878.

50. Schwalbe, G.: Lehrbuch der Neurologie. Erlangen 1881.

51. Stroebe, H.: Über Entstehung und Bau der Hirngliome. Zieglers Beiträge z. path. Anat. u. z. allg. Path., Bd. 18, 1895.

52. Toldt, C.: Lehrbuch der Gewebelehre. Stuttgart 1888.

53. Trautmann, A.: Anatomie und Histiologie der Hypophysis cerebri einiger Säuger. Archiv f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 74, 1909.

54. Vincent Swale: The ductless Glands. Science Progress. 1909.

55. Virchow, R.: Die krankhaften Geschwülste III. 1862—63.

56. Weigert, C.: Bemerkungen über das Neurogliagerüst des menschlichen Zentralnervensystems. Anatom. Anzeiger, Bd. 5, 1890.

57. Wlassak, R.: Die Herkunft des Myelins. Ein Beitrag zur Physiologie des nervösen Stützgewebes. Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen, Bd. 61, 1898.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIV und XV.

Tafel XIV.

(Zumeist Isolationspräparate aus der Neurohypophyse des Menschen.)

Fig. 1. Zweikernige isolierte Zelle mit abgehender Gliafaser (f), Pigment (p) im basalen Protoplasma. Von einem 74jährigen Weibe. In physiologischer Kochsalzlösung. Vergr. 600.

Fig. 2. Spindelförmige protoplasmareiche Zelle mit eingelagertem Pigment (p). Von einem 55jährigen Manne. In physiologischer Kochsalzlösung. Vergr. 600.

Fig 3. Sehr dicht rings um den Kern pigmentierte Zelle. Von einem 70jährigen Manne. In physiologischer Kochsalzlösung. Vergr. 500.

Fig. 4. Zelle mit verbreitertem pigmentierten Fortsatze. Von einem 40jährigen Manne. In Glyzerin. Vergr. 600.

Fig. 5. Zelle mit langgestrecktem Gliafortsatze. Zelleib selbst und diskontinuierliche Anschwellungen der Faser stark pigmentiert. Neutralrotfärbung des frischen Pigments. Von einem 74jährigen Weibe. In physiologischer Kochsalzlösung. Vergr. 600.

Fig. 6. Zelle mit langgestrecktem protoplasmatischen Fortsatze. Leib und Fortsatz dicht pigmentiert. Pigment in frischem Zustande, durch Neutralrot gefärbt. Von einem 74jährigen Weibe. In physiologischer Kochsalzlösung. Vergr. 600.

Fig. 7. Zelle mit spindelförmiger, stark pigmentierter Faseranschwellung. „Vitale" Neutralrotfärbung des Pigments. Von einem 40jährigen Manne. In physiologischer Kochsalzlösung. Vergr. 500.

Fig. 8. Spindelförmige pigmentierte Anschwellung im Verlaufe einer langen Gliafaser. Von einem 15jährigen Knaben. In Glyzerin eingeschlossen. Vergr. 450.

Fig. 9. Birnförmige pigmentierte Anschwellung im Verlaufe einer Gliafaser. Neutralrotfärbung des Pigments im frischen Präparate. Von einem 15jährigen Knaben. In physiologischer Kochsalzlösung. Vergrösserung 600.

Fig. 10. Mehrere, kleinere und grössere, diskontinuierliche, pigmentierte Anschwellungen im Verlaufe einer Gliafaser. Neutralrotfärbung des frischen Pigments. Von einem 15jährigen Knaben. In physiologischer Kochsalzlösung. Vergr. 600.

Fig. 11. Zarte diskontinuierliche, pigmentierte Anschwellungen im Verlaufe einer Gliafaser. Von einem 55jährigen Manne. In physiologischer Kochsalzlösung. Vergr. 500.

Fig. 12. Grobe Pigmentschollen in einer verdickten Gliafaser, durch Osmium schwärzlich grün gefärbt. Von einem 55jährigen Manne. In Glyzerin eingeschlossen. Vergr. 600.

Fig. 13. Bipolare Zelle mit abgehender Gliafaser (f). Fettröpfchen (t) im Zellprotoplasma. Von einem 70jährigen Manne. In physiologischer Kochsalzlösung. Vergr. 500.

Fig. 14. Einzelne Zellen aus einer Gruppe grosser protoplasmareicher Gliazellen. Teilweise Umwandlung des Zellinhalts in Pigment. Kernloser bipolarer Körper (k) mit Fortsätzen. Kernloser, schon deutlich pigmentierter (p) Körper mit Fortsatz. Schnittpräparat. Triacidfärbung. Von einem 32jährigen Weibe. Vergr. 350.

Fig. 15. Gekörnte, fast unpigmentierte Kugel mit unipolarem, stark pigmentierten (p) Fortsatz. Vitalfärbung des Pigments durch Neutralrot. Isolationspräparat in physiologischer Kochsalzlösung. Von einem 15jährigen Knaben. Vergr. 500.

Fig. 16. Gekörnte, schwach pigmentierte, kernlose Kugel mit Saum und bipolar abgehenden Gliafasern, offenbar aus einer bipolaren Gliazelle hervorgegangen. Neutralrotfärbung. Isolationspräparat in physiologischer Kochsalzlösung. Von einem 15jährigen Knaben. Vergr. 600.

Fig. 17. Fast vollständig keratinisierte bipolare Gliazelle. Das gekörnte Zentrum ist wohl als Rest des kernhaltigen Zelleibes aufzufassen. Von einem 28jährigen Manne. Isolationspräparat. Vergr. 600.

Tafel XV.

Fig. 1. Gruppe grosser protoplasmareicher Gliazellen. Einzelne zeigen Kerndegeneration (d) oder Kernreste (kr), in einzelnen war kein Kern nachweisbar (kl), in anderen tritt schon Pigment auf (p). Das Pigment ist durch Eisenhämatoxylin schwarz gefärbt. Von einem 32jährigen Weibe. Vergr. 350.

Fig. 2. Partie aus einem Sagittalschnitt durch die Neurohypophyse eines 45jährigen Mannes. In Alkohol-Formol (Schaffer) fixiert, mit Eisenhämatoxylin (Heidenhain) gefärbt. Reichtum an schwächer und stärker pigmentierten Zellen, Fasern und Anschwellungen. Pigment (p) in Form gröberer Schollen und feinerer Körner auftretend, schwarz gefärbt. Eingedrungene basophile Zellen (z) aus dem Vorderlappen. Vergr. 350.

Fig. 3. Partie aus einem Sagittalschnitt durch die Neurohypophyse eines 67jährigen Weibes. Sublimatfixierung. Färbung mit Heidenhains Eisenhämatoxylin. Schwarzfärbung der Gliafasern (f) und des Pigments (p). Vergr. 350.

Fig. 4. Durchschnitt durch den Epithelsaum einer neugeborenen Katze. Bindegewebe schwarz (im Präparat durch Pikrofuchsin rot) dargestellt. Von dem an der Grenze zwischen Glia- und Epithelgewebe verlaufenden, Blutgefässe führenden Bindegewebe (b) strahlen feine kernführende Septula (s) in den Epithelsaum. Ihre dunkler gefärbten länglichen Kerne (k) liegen basal, in der Mitte oder reichen auch bis an die freie Fläche des Saumes. Vergr. 500.

Über gewebliche Umwandlungen an der Zunge des Menschen im Bereiche der Papilla foliata.

Von

Dr. **Hermann Stahr**

Prosektor des Städtischen Krankenhauses in Kiel.

Hierzu Tafel XVI.

Diese Studien über den Rückgang eines rudimentären Organs mit Schmeckfunktion haben mich schon seit langer Zeit beschäftigt und sind aus rein äusseren Gründen bisher zu keinem Abschluss gelangt. Im Winter 1905/06 habe ich von Berlin-Friedenau aus zwei Arbeiten über die vergleichende Anatomie der Geschmacksorgane veröffentlicht und darin bereits mit Resultaten über die vorliegende Untersuchung der Menschenfoliata vorgegriffen. Das erschien mir angezeigt, um das Interesse für die dort mitgeteilten Befunde an den Zungen der anthropoiden Affen zu steigern. Variation der Papillen-Grösse und -Gestalt, Entwicklung und Bedeutung für die Funktion des Schmeckens wurden schon früher in einer Reihe von Arbeiten des Verfassers behandelt.[1]) Dabei konnte für die Pap. fungiformes eine wesentliche Umwandlung ihrer Gestalt vom Säuglings- bis zum Erwachsenen-Stadium festgestellt werden. Und nicht nur ihre Grösse und ihre Funktion (Knospenträger) erleiden im späteren Leben eine Einbusse, wie ich feststellen konnte, sondern sie schwinden in Menge dahin. Das Organ, welches in ihrer Gesamtheit die Pap. fungiformes repräsentieren, hat bereits beim Säugling eine Höhe erreicht, welche von anderen erst viel später erlangt wird; weiterhin erfolgt ausgiebige Rückbildung, sodass beim ausgewachsenen Menschen die Pap. fungiformes an Zahl, Grösse und Wert für die Schmeckfunktion bereits erheblich zurückgegangen sind. Umgekehrt sind die Papillae vallatae an der Kinderzunge noch nicht fertig formiert, auch ihre Knospenlager sind nicht so mächtig und geordnet wie beim Erwachsenen. Sie bilden sich also recht langsam und durchlaufen

[1]) Die Literatur ist am Schlusse der Arbeit zusammengestellt.

dabei klein-papilläre Stadien (Rosetten- und zerteilte Formen), die sie zuweilen noch, wenigstens in Anklängen, beibehalten können.

Morphologisch und wohl auch funktionell schliesst sich die Pap. foliata den Vallatae eng an. Aber darin kommt sie viel mehr den Fungiformes gleich, dass das Säuglingsalter, die Zunge des Neugeborenen, die festeren Formen aufweist, so dass sich hier viel eher Typen der Gestalt herausfinden lassen. Dann erst folgt eine frühzeitige Involution, die beim Erwachsenen schon zwischen 20 und 40 Jahren so verlöschte Formen hervorgehen lässt, dass man besonders an der Leiche makroskopisch des öfteren überhaupt vergeblich nach der „Pap. foliata" sucht. Beim lebenden Menschen habe ich sie allerdings nie ganz vermisst.

Es wird also dies an und für sich beim Menschen in starkem Rückgange begriffene Organ immerhin noch so kräftig angelegt, dass es in der überwiegenden Anzahl der Fälle beim Neugeborenen noch deutlicher dasteht. Aber wir müssen uns immer dabei erinnern, dass hier bei der Foliata nicht etwa das morphologische Bild ein Ausdruck ihrer Funktionshöhe ist, wie dies bei den anderen Papillenarten, den Vallatae und Fungiformes der Fall ist (vergl. meine Fungiformes-Arbeit 1901).

Die genaueste Schilderung der Varianten der Pap. foliata des Menschen verdanken wir ohne Zweifel Victor v. Ebner; seine Beschreibung wird uns später eingehender beschäftigen. Unserer allgemeinen Anschauung über die Rückbildung gibt Robert Wiedersheim (Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit, IV. Aufl., 1908) Ausdruck, indem er von grossen Schwankungen in Form und Grad ihrer Ausbildung beim Menschen und bei vielen Tieren spricht. Nach W. haben wir eine uralte Bildung vor uns, die schon bei Monotremen und Marsupialiern auftritt, beim Menschen aber in der Rückbildung begriffen ist und dadurch in scharfem Gegensatze steht zu dem ausgebildeten Organ bei gewissen Säugern, wie z. B. bei den Nagern, wo es sich um einen reichlich mit Geschmacksknospen ausgestatteten Komplex von Schleimhautfalten handelt. —

Das Rudimentärwerden drückt sich also aus in einem mangelhaften Knospengehalt des Epithels und der damit Hand in Hand gehenden Variation des Papillenkomplexes, bedeutenden Schwan-

kungen in Grösse und Gestalt. Das wurde auch bei etlichen Tieren festgestellt, wobei zu bemerken ist, dass lediglich der Umfang der Foliata auch bei den Nagern — wo niemand eine schlechte Ausbildung statuieren wird — erheblich variieren kann.[1]) Es kommt also vielmehr auf die Anordnung an, mit der die Erhebungen und Einsenkungen der Schleimhaut ausgebildet sind, und auf das Lückenhafte und Regellose in der Besetzung mit Geschmacksknospen. Von Tieren, die eine rudimentäre Foliata besitzen, führe ich nur die Hauskatze an; doch interessieren uns hier vielmehr die Verhältnisse bei den Anthropoiden, über die ich auf Grund früherer Untersuchungen ein Urteil gewonnen habe.

Ausser diesem Zeichen des Rückgangs sind aber beim Menschen noch andere zu finden:

1. Eng zur Funktion der Foliatae, wie auch Vallatae gehört der Hilfsapparat der Ebnerschen Eiweissdrüsen. Auch ihnen muss neben dem Knospengehalte und der Fältelung der Schleimhaut unsere Aufmerksamkeit zukommen. Und in der Tat sind sie bei der wenig festen Formation der zugehörigen oberflächlichen Teile verändert: Wir finden in ihrem Bereiche und zwar einzig und allein beim erwachsenen Menschen, Fettgewebe. Sobald aber die Berücksichtigung anderer Gewebsbestandteile, tieferer Teile, einmal stattgefunden hatte, war es ein leichtes, zu erweisen, dass
2. das lymphadenoide Gewebe, welches dieser Region eigentlich fremd ist, als etwas Neues hier auftritt. Offenbar greifen diese lymphatischen Einrichtungen aus der Nachbarschaft über und occupieren freiwerdendes Terrain. Für die Gegend müssen wir ja beherzigen, was für den Isthmus in anderer Beziehung gilt, es drängt sich hier vieles zusammen, es findet ein Kampf der verschiedenen Einrichtungen, die an diesem wichtigen Ostium von Wert für den Gesamtorganismus sind, statt um den Platz.

[1]) Unter anderem Gesichtspunkte habe ich diese Variationen des Umfangs bei einigen Nagern genauer untersucht und ein besonders reichliches Material über Mus decumanus beigebracht. Vergl. die Literatur am Schluss.

Mit diesen Hinweisungen will ich mich hier vorläufig begnügen und nun zunächst an mein Material gehen, dann erst wird die Literatur besprochen werden, wobei insbesondere die Arbeiten Ajtais, Ebners, Oppels und Gmelins zu berücksichtigen sein werden. Eine Monographie der Foliata des Menschen zu geben, beabsichtige ich nicht, will vielmehr lediglich auf einige bisher unbekannte oder doch im Zusammenhange nicht berücksichtigte Befunde hinweisen.

Eigene Untersuchungen.

Ich beginne zunächst mit einigen ganz kurzen Beschreibungen der Papilla foliata, und zwar zunächst mit der erwachsenen Foliata, soweit sie die makroskopischen Verhältnisse betreffen:

Path. Inst. Berlin, 32jähriger Mann (S. N. 1127, 04), abgebildet in Fig. 1.
Die Pap. foliata ist beiderseits sehr gut abgesetzt und besteht aus drei kurzen tiefen Einschnitten. Anm.: Die Zunge ist dick, kontrahiert. Die Tonsilla lingualis (sog. Follikel des Zungengrundes) ist stark geschwollen (Typhus abdom.).

Path. Inst. Berlin, 25jähriger Mann (S. N. 1171, 04).
Die Pap. foliata ist beiderseits sehr ausgedehnt, blättrig, regelmässig, die Einschnitte dazwischen reichen sehr wenig tief.

Path. Inst. Berlin, 34jähriger Mann (S. N. 1193, 04).
Die Pap. foliata besitzt keine tieferen Einschnitte, wird vielmehr von unregelmässigen papillären Kämmen gebildet.

Path. Inst. Dresden, 40jähriger Mann.
Unregelmässige Leisten, keine tieferen Einschnitte.

Path. Inst. Dresden, 28jährige Frau.
Unregelmässig lange und verschieden — im ganzen wenig — tiefe Einschnitte.

Zungen aus dem Breslauer Anatomischen Institut:

I. Wenig umfangreiche Foliatae.
II. Ein kurzer Bezirk stellt die Foliatae dar.
III. Lange, leistenartige Blätter.
IV. Kurze Einschnitte.
VI. Kurze und tiefe Furchen.
X. Kurze Blätter.
XIII. Foliatae umfangreich und langblättrig.
XV. Sehr tief eingeschnitten und umfangreich.

Ältere Kinder.

Kind von 8 Jahren, Anatomie Breslau Nr. XII.
Foliatae mit tiefen Einschnitten, nach vorne hin seichtere, die eine vordere Begrenzung des Organs unmöglich machen.

Kind von 12 Jahren, Anatomie Breslau Nr. XVII.
Foliatae sicher zu begrenzen, aber mit papillenartigen Anhängen.

Die ersten fünf mit genaueren Daten versehenen Erwachsenenzungen sind besonders ausgewählt, sie entsprechen einem Alter innerhalb der Jahre 25 und 40, im übrigen werde ich noch darauf zurückkommen. Man sieht, dass teils mehr die Furchen, teils wieder mehr die Leisten (Blätter) ins Auge fallen, dass das Organ nach Umfang und Deutlichkeit stark variiert; besonders sei noch auf die unregelmässigen Papillenkämme zweier Zungen, der vom 34jährigen Manne (Berlin) und der vom 40jährigen Manne (Dresden), hingewiesen, weil diese Bildungen stark an jüngere Stadien erinnern.

Bei den folgenden Kinderzungen (Säuglinge) finden wir mehr und tiefere Einschnitte, auch wird dadurch der Gegensatz der tieferen hinteren zu den seichten vorderen viel deutlicher, die papillenartigen Anhänge fallen auf. Es ist überhaupt klar, dass das Organ hier schärfer ausgeprägt ist. Auch bei den Zungen von Neugeborenen finden sich tiefere Furchen und im ganzen klarere Verhältnisse, obwohl einige Gebilde kaum unterzubringen sind. Aber es gelingt doch hier eine Anzahl Typen aufzustellen, sodass die Übersicht dadurch erleichtert wird. Sie lassen sich stets mehr oder weniger deutlich herausfinden. Wirft man noch einen Blick auf unsere fetalen Zungen, so wird auch die zeitliche Aufeinanderfolge dieser Typen klar.

I. Typus der Papilla foliata des Menschen. Hinten ein Papillenbeet, vorne Furchen. Dieser Zustand, offenbar der jüngste, kann sich auch noch beim Erwachsenen erhalten finden. So sah ich jüngst erst wieder diese Anordnung an der Zunge eines 28jährigen Mannes im Pathologischen Institut zu Düsseldorf sehr deutlich hervortreten.

Beispiel: Neugeborenes Mädchen. Breslauer Anatomie Nr. VII, beiderseits (Fig. 2 und 3). An Stelle der vorderen Furchen können auch Leisten stehen, welche Form der vorigen noch vorausgeht.

II. Typus. Papillenartige, hervorragende, quer gestellte Leisten (sog. Blätter).

Beispiel: Vier Monate alter Knabe, aus dem Breslauer Pathologischen Institut (P. J. Nr. II). Diese Form würde also am meisten dem entsprechen, was der Name: blättrige Papille sagen will.

III. Typus. Tiefe, parallele Einschnitte. Vollkommenste Entwicklung des Organs.

Beispiele: Kinderzungen vom Breslauer Pathalogischen Institut Nr. V und Nr. VII, Erwachsenenzunge vom Berliner Pathologischen Institut ♂ 1127 (Fig. 1).

Kinderzungen des Säuglingsalters.

Knabe von 7 Monaten, Path. Inst. Breslau (bezeichnet P. I. Nr. I). Beiderseits 6—7 unregelmässig, aber tief eingeschnittene Furchen. Nach vorne hin seichtere Furchen; der ganze Komplex vorne nicht mit Bestimmtheit abzugrenzen. Die Furchen sind auch keineswegs geradlinig oder untereinander parallel, sie grenzen vielmehr recht unregelmässige, linkerseits wie zwei grosse Vallatae aussehende Schleimhautpartien ab.

Kind von 6 Monaten, Path. Inst. Breslau (bezeichnet P. I. Nr. VII). Die Foliata ist wenig zerklüftet, zeigt beiderseits vier klare, tiefe Einschnitte. Des Genaueren liegen die Verhältnisse folgendermaßen: links vier tiefe Einschnitte, scharf und lang, der mittlere am längsten und anscheinend auch am tiefsten. Darauf folgen nach vorne zwei unbestimmte seichte Einschnitte (abgebildet im histolog. Präparat. Fig. 10).

Knabe von 5 Monaten, Path.Inst. Breslau (P. I. Nr. III). Die Foliata besitzt tiefe Einschnitte, lateral am Rande links vier deutliche Lymphknötchen mit zentralen Dellen. Links: acht Einschnitte, von denen die hintersten am tiefsten und längsten sind. Rechts: nur vier sehr tiefe Einschnitte. Die angrenzenden Teile mit papillenartigen Anhängen.

Knabe von 4 Monaten, Path. Inst. Breslau (P. I. Nr. II). Beiderseits etwa sechs Einschnitte, die aber eher die Grenzen von papillenartig über das Zungenniveau hervorragenden Kämmen darstellen.

Neugeborene und ganz junge Säuglinge.

Neugeborenes Mädchen, Anatomie Breslau Nr. VII. Die Papillae foliatae beginnen beiderseits hinten mit einem Komplex von Papillen, die eine Art Beet bilden. Sie haben die Gestalt von Pap. fungiformes und sind etwa zehn an Zahl. Erst dann setzen am vorderen Ende dieses Papillenbeetes die hier recht deutlichen queren Einschnitte ein, die nach vorne hin kürzer werden. Rechts zähle ich vier bis fünf Einschnitte; sie sind kurz, nicht ganz gerade und parallel, sondern etwas gegeneinander geneigt. Links sind ebenfalls etwa vier deutliche und tiefe Einschnitte vorhanden, von denen sich der hintere, erste, aus dem Papillenbeet entwickelt.

Neugeborenes, Breslauer Anatomie Nr. VI (bei der ersten Untersuchung fehlte eine Notiz über die Foliatae, 1901), nur die linke Seite der Zunge wohlbehalten; hier wird die Foliata aus drei tiefen Furchen gebildet;

die weiter vorn sich anschliessenden sind sehr seicht (ihre Zugehörigkeit zur Foliata erscheint zweifelhaft, cf. Giacomini, Negerzunge; v. Ebner kontra Ajtai). Von den drei Furchen sind die zwei hintersten noch viel tiefer. Die dazwischen liegenden Anteile der Schleimhaut sind mit breiten Papillen kompliziert. Im ganzen ist die Bildung hier wohl charakterisiert durch die parallelen, auffallend tiefen Furchen.

Neugeborenes, Breslauer Anatomie Nr. V.

Beiderseits vier seichte Furchen. Die hinterste immerhin noch länger und tiefer. Die dazwischenliegenden Schleimhautpartien (Blätter der Foliata) wenig erhaben und ohne alle Anhänge.

Elf Tage alter Säugling, Path. Inst. Breslau (P. I. Nr. IX).

Tiefe, unregelmässig eingeschnittene Furchen, dicht daneben Lymphknötchen.

Neugeborener Knabe, Breslauer Anatomie Nr. VIII.

Die Pap. foliatae sind unregelmässig gebildet, sie beginnen hinten mit einem Komplexe mannigfach gestalteter papillenartiger Hervorragungen.

Sieben Tage alter Säugling, Path. Inst. Breslau (P. I. Nr. VIII). (Frühere Notiz): Die Pap. foliata ist sehr unregelmässig gebildet. (Späterer Zusatz): Hier haben wir jederseits nur ein Papillenbeet an Stelle der Foliatae. Links ein dichter, fast kreisrunder Haufen, wie eine Rosette. Rechts erkennt man eher längliche quergestellte Papillenkämme, die zwei nicht einheitliche Furchen zwischen sich fassen, aber das ganze ist doch sehr unbestimmt als Foliata zu verstehen (doch gut erhalten bei der Konservierung).

Zwei Tage altes Mädchen, Breslauer Anatomie Nr. IX.

Foliatae umfangreich, sechs tiefe Einschnitte, denen einige seichtere folgen, bis sich vorne die Furchen allmählich verlieren. Die Blätter sind aber nicht einheitlich, sondern gespalten und sehen aus wie quer verbreiterte Pap. fungiformes („Papillenkämme").

Drei Tage altes Kind, Path. Inst. Breslau (P. I. Nr. V).

Die Furchen der Foliata sind deutlich und tief eingeschnitten, daneben linkerseits am Rande vier Lymphknötchen. Etwa fünf tiefe, gleich lange und gut die Abstände innehaltende Einschnitte, lateral anschliessend an dichtstehende Fungiformes.

Neugeborenes, Breslauer Anatomie Nr. XI.

Die Foliatae zeigen fünf bis sechs tiefe Einschnitte. In der Umgebung Lymphknötchen.

Neugeborenes Mädchen, Breslauer Anatomie Nr. XIV.

An den Stellen der Foliata lassen sich nur künstlich jederseits etwa zwei tiefere Einschnitte herausfinden; es sind diese scheinbaren Furchen vielmehr nur engste Lücken zwischen erhöhten breiten Papillenfeldern, von unregelmässiger Gestalt. Am lateralen Rande beiderseits mehrere Lymphknötchen, dicht an die Papillen heranreichend.

Neugeborenes Mädchen, Breslauer Anatomie Nr. XIII.

Die Pap. foliata wird auf beiden Seiten von vier langen, abenteuerlich

gestalteten Blättern gebildet, die am ehesten mit einem Hahnenkamm zu vergleichen sind (ursprünglich ohne Notiz über die Foliatae, aber noch jetzt gut zu sehen).

Knabe von 2 Wochen, Path. Inst. Berlin (S. Nr. 1116, 04).
Die Foliata beginnt hinten beiderseits mit einem Komplex längerer Anhänge; nach vorne folgt eine nicht näher bestimmbare Menge von parallelen Kämmen (zu Typus I).

Mädchen von einigen Wochen, Path. Inst. Berlin (S. Nr. 1118, 04).
Sehr unregelmässig gebildeter Papillenbezirk an Stelle der Foliatae.

Ich überlasse es dem Leser, die einzelnen Fälle unter meine Klassen (vgl. oben Typus 1—3) einzuordnen; mir wäre es eine geringe Mühe, stets den Typus zu bestimmen und die Zahlen dahinter zu setzen, aber ich würde damit dem Urteile des Lesers vorgreifen. Eines ist allerdings nötig, dass man gerecht genug ist, nun nicht auch jeden Fall in dies Schema hineinzuzwängen, da sowohl Übergänge, wie auch „sehr unordentliche" Fälle vorkommen. Im allgemeinen wird die Zuordnung eine leichte sein, wenn man nur, was von andern nicht geschehen ist, sich Mühe geben will, papilläre Erhebungen von grabenartigen Einkerbungen unterscheiden zu lernen.

Zungen von menschlichen Feten.

Fetus 20. IX. 00 (Telj.). Dritter Monat.
Rechts ein Haufen unregelmässiger Papillen, unter denen aber doch schon die Querwülste prävalieren. Links nur grosse Querwülste, keine eigentlichen Furchen dazwischen.

Fetus II (Orth-Konservierung). Anfang des vierten Monats.
Rechts ist keine Auszeichnung der Foliata-Gegend vorhanden, links dagegen zwei Querwülste und eine seichte Furche dazwischen.

Fetus II (Müller-Fixation). Anfang des fünften Monats.
Beiderseits zwei bis drei niedrige Querwülste.

Fetus I. Ende des fünften Monats.
Rechts ein kleines Papillenbeet. Links ebenso und davor ein deutlicher Querwulst.

Fetus III. Anfang des sechsten Monats.
Nur zwei lange Einschnitte beiderseits. Späterer Zusatz: links ist dies nur ein tiefer, breiter, langer, gut quergestellter Graben, weiter nach vorne eine ganz seichte Furche. Rechts sind zwei parallele, ebenso lange, aber schärfer und zarter gezeichnete Einschnitte vorhanden.

Fetus (Schaper 98). Sechster Monat. (Nur linke Hälfte der Zunge bewahrt.)
Die linke Foliata ist deutlich abgesetzt in Gestalt von vier prominierenden quergestellten kurzen Papillenwülsten, dazwischen deutliche (obgleich weder scharf eingeschnittene noch zart gezeichnete) Furchen.

Fetus IV (Orth-Konservierung). Ende des sechsten Monats. Niedrige, breite Papillen, keine Einschnitte; die Gegend hebt sich gar nicht besonders heraus von dem ganzen Zungenrande, der bis zur Spitze hin ähnlich beschaffen ist. Deshalb kann man von einer eigentlichen Differenzierung der Foliata noch nicht sprechen.

Jener, auf Seite 380 den beiden weniger vollkommenen Typen I und II gegenübergestellte, fertige Typus tief eingeschnittener Furchen, findet sich also auch beim Säugling nicht immer vor. Keineswegs ist Stadium III aber vor der Geburt deutlicher.

Anthropoide.

Vergleichen wir nun mit der Foliata des Menschen in dessen verschiedenen Lebensaltern die Foliata des Affen, besonders die einiger Anthropoiden, immer erst die makroskopischen Verhältnisse.

Die Geschmackspapillen der Zunge von Satyrus orang habe ich sehr ausführlich beschrieben und vergleichend bearbeitet. Ich kann deshalb des genaueren darauf verweisen und will hier nur anführen, dass ich bei einem jungen (etwa 6—7 Jahre alten) Männchen jederseits zehn scharf eingeschnittene Furchen gefunden habe. Weniger klar liegen die Verhältnisse bei dem von mir untersuchten Breslauer Gorilla-Weibchen: nach vorn und hinten ist eine Begrenzung des eigentlichen Foliata-Furchen-Komplexes nicht ausgeprägt, doch sind jederseits etwa 16 tiefere parallele Einschnitte vorhanden.

Bei Troglodytes niger sehen wir 10—12 parallele tiefe Einschnitte. Auch bei Cynocephalus rufescens, Cercopithecus, Macacus, Inuus cynomolgus fand sich die Papilla foliata in Gestalt tiefer, regelmässiger Einschnitte auf der Höhe ihrer Bildung, wie ich das in meiner Gorilla-Arbeit angeführt habe. Es findet sich also nur unser Typus III, und zwar in einem Umfang, der den des Menschen weit übertrifft.

Ich komme nun zu den feineren Verhältnissen, wobei wir zu berücksichtigen haben: 1. den Knospengehalt, 2. das Auftreten des bei Tieren nicht vorkommenden Fettgewebes in den v. Ebnerschen Eiweiss-Drüsen und 3. das Eindringen von Lymphknötchen in ein ihnen ursprünglich fremdes Gebiet. Dabei wird auch die Tiefe der Furchen, die bei der Lupenbetrachtung nur so ungefähr taxiert werden konnte, zu revidieren sein.

Histologische Untersuchung.

Foliata von Erwachsenen.

„Gesunder" Mann von etwa 28 Jahren, Breslau, Anatomie; gerichtsärztliche Sektion vom 25. VII. 98. Alkoholfixation. Celloidinschnitte von 20 μ Dicke. Abgebildet in Fig. 4 und 5.

Lupenbetrachtung: Die Foliata wird aussen begrenzt von mehreren Lymphknötchen; sie ist wenig regelmässig gestaltet; besitzt einige längere Papillenanhänge. Immerhin lassen sich zwei etwas tiefere Einschnitte erkennen. Histologisch: Das Epithel enthält nur sehr spärliche, meist kleine Geschmacksknospen, die fast nirgends in die Tiefe der Furchen zu liegen kommen; bis zur halben Höhe besitzen die Furchen dickes, geschichtetes Plattenepithel (Fig. 4). Den Furchen liegen vielfach wahre Lymphknötchen mit grossen Keimzentren und ausgesprochener Faserhülle dicht an, sodass das stark mit Leucocyten durchsetzte Epithel hier nicht deutlich zu erkennen, vielfach nicht mehr intakt ist und nicht mehr zu sagen ist, ob es sich um sensorisches, will sagen knospenhaltiges Epithel handelt. In der Abbildung 4 ist zufällig eine Stelle zur Darstellung gelangt, wo zwei Furchen auf der rechten Seite, der vorderen, sensorisches Epithel, auf der linken Seite durchwandertes Epithel mit anliegenden Lymphknötchen besitzen. Weiterhin liegen in der Schnittserie auch Follikel und adenoide Massen auf der anderen Seite. Man hat sich also nicht etwa vorzustellen, dass das auch nur in einer einzigen Furche weiterhin so ist, wie in der Fig. 4, sondern es wechseln die Verhältnisse in der Länge jeder einzelnen Furche ganz bedeutend. Die Knötchen erreichen über Millimetergrösse.

Darunter und daneben (in den „Blättern" selbst), befinden sich, im Vergleich zu anderen Fällen, etwas spärliche Eiweissdrüsen, die z. T. Fettzellen enthalten. Derartiges Fett ist nicht im Bindegewebe reichlicher vorhanden, wenn auch da und dort einige wenige Fettzellen gesehen werden. In derselben Höhenschicht mit den serösen Drüsen liegt rechts unterhalb der vordersten, weniger tiefen und hier nur mechanisches Epithel führenden Furche ein Haufen Fettzellen, der einer Drüse entspricht.

Zum Vergleiche wurde auch eine Papilla vallata von derselben Zunge geschnitten:

In dem Epithel der Gräben stecken nur sehr wenige und kleine Knospen. In den serösen Drüsen im Vergleich mit obigem Befunde unter der Foliata nur sehr spärliches Fettgewebe, nirgends ganz verfettete Partien, nur einzelne Fettzellen. Die wenigen Fettzellen liegen aber auch hier mit Vorliebe in den peripherischen Abschnitten und am Rande der Drüsen. Schleimdrüsen sind alle frei davon. Einmal findet sich auch Fettgewebe inmitten eines Drüsenläppchens (serösen!), aber in sehr geringer Menge, selten und zu wenigen Zellen hier und da im Bindegewebe.

Überall besteht in den obersten Schichten des Bindegewebsstockes ein gewisser Leucocytenreichtum, der stellenweise sogar sehr gross ist. Das Bindegewebe ist kernreich. Aber nirgends kommen hier, wie bei der Foliata dieses Falles, Herde adenoiden Gewebes oder gar Lymphknötchen vor.

Sonst gesundes 29jähriges Weib; starb eines plötzlichen Todes während der Geburt (Eklampsie). Patholog. Institut Breslau, 18. II. 99. Die Zungenpapillen konnte ich wenige Stunden post mortem konservieren.

Foliata. Mehrere von den Einschnitten gehen sehr tief und haben einen wirklichen Knospenbesatz. Die Knospen sind gross und an ihrer Basis breit. Leider kann über den Zustand der Eiweissdrüsen wegen zu flacher Exstirpation des Stückes nichts festgestellt werden, auch reicht das Stück zu wenig nach vorne. Adenoides Gewebe wurde nirgends gefunden.

Vallatae desselben Falles.

Vallata (bez. Nr. 3). Knospen nicht besonders reichlich, so wie gewöhnlich. Etwas Fettgewebe in und an den Eiweissdrüsen.

Ganz spärliche und lokal beschränkte Infiltrationen auf der Wallseite des Grabens; darüber keine Knospen.

Vallata (bez. Nr. 2). Querschnitte durch die Papille. Knospengehalt und Eiweissdrüsen wie gewöhnlich. Nirgends, weder an der Vallata noch an der gegenüberliegenden Seite irgendwelche Infiltrationen.

Vallata des Foramen coecum (bez. Nr. 1). Eiweissdrüse in der Papille gelegen. Mehr Fettgewebe in der Eiweissdrüse als bei Nr. 2 und 3. Sehr geringe Infiltrationen auf der Seite des Walles. Fast kein Leucocyt durchsetzt das intakte Epithel der Papille.

Dresden I. „Gesunder", durch Unglücksfall verstorbener Mann von 40 Jahren. Patholog. Institut, 18. XII. 03. Formalin, Photoxylin 20 μ, Ehrlichs Hämatoxylin.

Abgebildet in Fig. 6. Oben wurde schon betreffs der Furchenbildung gesagt (makroskopisch), dass keine eigentlichen tiefen Einschnitte bestehen. Die papillären Erhebungen sind recht unregelmässig (mein Typus II) und demgemäss ist es auch die Knospenverteilung (cf. meine früheren Arbeiten). Die Schicht des Epithels ist nur auf kurze Strecken hin dünner und enthält dann kleine längliche Knospen. Aber diese Strecken mit dünnerem Epithel und Knospen sind immer nur kurz und reichen nicht zur Auskleidung einer seichten Furche oder gar für die beiden gegenüberliegenden Wände. Die unregelmässigen Zacken und Wulstungen sind auch auf ganz kurze Strecken ihrer freien Oberfläche mit solchem sensorischen[1]) Epithel bekleidet.

Stellenweise ist die Schleimhaut mit dichten Massen lymphadenoiden Gewebes versehen, die besonders auch auf der Höhe eines der Papillenwülste dem Epithel dicht angelagert sind. Das Epithel selbst ist von Wanderzellen durchsetzt.

Fettgewebe lagert in grosser Menge in der Schleimhaut und tiefer darunter, überall dort, wo v. Ebnersche Drüsen vorkommen. Man findet Gruppen von Fettzellen mitten in dem Drüsenläppchen, doch spärlicher als in den peripherischen Zonen, in den Zipfeln der Drüsen. Daneben liegen durchaus intakte Schleimdrüsen, die oft dicht daran angrenzen. Ausserdem liegt in diesen Zonen da und dort Fettgewebe, in Häufigkeit und Umfang den Eiweissdrüsen gleich (Fig. 6). Durch diese Partien ziehen intakte Muskelfasern hindurch, nirgends ist an ihnen etwas von Degeneration zu sehen. Solche Fasern und Bündel quergestreifter Muskulatur ziehen auch zwischen den Läppchen unveränderter Eiweissdrüsen hindurch.

Dresden II. 28jährige Frau, Sarkom der Dura mater, plötzlicher Tod. Sektion schon 24 Stunden p. m. 14., II. 04, Pathol. Institut. Formalin, Photoxylin 20 /.

Unter den unregelmässigen Einschnitten der Foliata sind einige etwas tiefer und steiler. Die Besetzung mit Knospen an den Seitenwänden dieser Furchen ist spärlich und lückenhaft.

[1]) Man gestatte der Kürze wegen diesen Ausdruck, an Stelle: knospenbergendes Epithel.

An wenigen Stellen liegt lymphadenoides Gewebe dicht unter dem Epithel.

Grosse Mengen von Fettgewebe im Stratum mucosum und tiefer, zwischen den Muskelfasern (cf. Dresden I) an Stelle der Eiweissdrüsen.

Foliata eines 27jährigen Weibes. Sepsis puerperalis, tuberkulöse Pleuritis. Sektion 10. X. 04. Berlin, Pathol. Inst. Nr. 1122.

(Dies exstirpische Stück verdanke ich der Güte eines hilfsbereiten Kollegen, ich selbst konnte leider nicht zur Stelle sein und habe die Zunge also auch nicht inspiziert.) Es scheint so, als befinde sich der hinterste Teil der Foliata nicht am Präparat. Im Schnitte haben wir eine sehr regelmässige Folge von Falten, die den Schnitten durch verhornte Fungiformes gleichen, einen zierlich geteilten Papillenstock, dickes geschichtetes Epithel. Nirgends Knospen oder nur dünneres Epithel, nirgends Eiweissdrüsen, aber in der Tiefe viel Fett- und Bindegewebe. Der Aufbau der Kämme ist ein sehr regelmässiger; das Bild ist dasselbe, wie an den vorderen Furchen von 1171 (Berlin).

Ich lasse nun die anderen Zungen aus Berlin folgen, von denen ich oben, ebenso wie von den beiden Dresdener Zungen bereits die makroskopisch sichtbaren Verhältnisse mitgeteilt habe:

Foliata eines 32jährigen Mannes. Typhus abdominalis. Guter Ernährungszustand. Sektion 12. X. 04 (gest. 12. X. 04). Berlin, Path. Institut Nr. 1127. Abgebildet in Fig. 7.

Von den drei im Schnitte getroffenen Furchen reichen zwei ziemlich tief herab, ihre Wände sind steil und knospenhaltig; doch stehen die Knospen nirgends besonders dicht. Die Eiweissdrüsen enthalten vielfach Fettgewebe, reichen auch mehrfach nach oben dicht bis an das Epithel heran. Das wäre also denn eine manchmal vorkommende Parallele zu dem Verhalten der serösen Drüsen innerhalb des Bindegewebsstockes der Pap. vallata (J. Schaffer, H. Stahr). Nirgends finden sich Follikel trotz des Schwellungszustandes, den, wie oben angegeben, die Tonsilla lingualis zeigt. Das öfter festgestellte Vorkommen von Lymphknötchen beim Erwachsenen in der Schleimhaut der Foliata ist also nicht pathologisch zu erklären, denn dann müssten hier ganz gewiss Lymphknötchen zu finden sein. Es ist aber lediglich die Schleimhaut überall und stellenweise allerdings recht auffallend mit Leucocyten durchsetzt. Auch findet sich am Epithel eine kleine nekrotische Stelle mit vielen Bakterienhaufen.

Foliata eines 25 Jahre alten Mannes. Lungentuberkulose. Sektion 26. X. 04. Berlin, Pathol. Institut Nr. 1171, 04. (Sehr gutes frisches Material.) Abgebildet in Fig. 8.

Nur die hinteren 2—3 Furchen enthalten Knospen, die hier aber sehr reichlich stehen. Weiter in der Tiefe liegen Eiweissdrüsen innerhalb der knospenhaltigen Furchen, die weiter nach vorne hin fehlen, ebenso wie in der Höhe die Knospen (v. Ebner). Die sieben sehr regelmässigen und ziemlich gleich tiefen Furchen, die sich nach vorne anschliessen, könnten wohl gedeutet werden als Furchen oder in diesem Falle Papillarleisten, die früher zur Pap. foliata hinzugehörten. Das Epithel ist durchaus gewöhnliches Plattenepithel, der Papillenstock ist sehr zierlich verzweigt und unterscheidet sich insofern allerdings stark von den Kämmen der knospentragenden Teile.

Foliata eines erwachsenen Mannes, 34 Jahre alt. Diagnose: Lungenschwindsucht. Tod 30. X. 04, Sektion (Dr. Koch) 1. XI. 04. „E. M.“ Pathol. Institut Berlin Nr. 1193, 04. Abgebildet in Fig. 9.

Das Epithel ist auf kurze Strecken hin niedriger; überall eine dicke Lage geschichtetes Plattenepithel, wie an den übrigen Stellen der Mundhöhle. In einer seichten Einsenkung haben wir auf der einen Seite das niedrige, wenige Knospen haltende, auf der gegenüberliegenden Seite das hohe, knospenfreie Epithel. Die kurzen Strecken, die Knospen tragen, liegen keineswegs nur in der Tiefe, sondern auch an der freien Oberfläche.

Haufen von Fettzellen an Stelle der v. Ebnerschen Eiweissdrüsen; an einigen Stellen liegt das Fettgewebe deutlich in der Fortsetzung der Drüsenläppchen und schiebt sich als Keil spitz zwischen die Muskelenden ein, wie das sonst die Masse der Drüse selbst tut.

Dicht unter dem Epithel an einigen Stellen Follikel und follikelartige Haufen lymphadenoiden Gewebes, über denen das Epithel in seiner ganzen Dicke stark von Leucocyten durchsetzt ist. Deutliche Keimzentren in den Lymphknötchen.

Foliata von Kindern (histologisch).[1])

Bei der Reihenfolge dieser sorgfältig ausgewählten Fälle gehe ich wiederum im Alter zurück, beginne mit einem halbjährigen Kinde, um mit einem Neugeborenen zu enden. Wie

[1]) Die makroskopischen Befunde siehe oben Seite 380 ff.

aus der Entwicklungsgeschichte der Zungenpapillen (Kaninchen) längst bekannt ist, variiert der Grad der Ausbildung in weiten Grenzen; wenn ich auf den Unterschied zwischen dem ersten und dem zweiten Kinde hiermit besonders verweise, so soll damit nicht etwa gesagt sein, dass zwischen dem vierten und sechsten Monat eine so weitgehende Vervollkommnung in der Ausbildung des Organes statt hat. Von grossem Interesse ist nur wieder die Übereinstimmung zwischen histologischem und Papillen-Befund: Reichtum der Knospen bei der vollkommneren Papillenbildung (Typus III).

Foliata eines 6 Monate alten Kindes. Pathol. Institut Breslau. (Bez. P. I. Br. Nr. VII.) Konservierung: Zenker. Abgebildet in Fig. 10.

Grosser Reichtum an Knospen (vgl. dagegen das folgende Kind P. I. Br. Nr. II), die sich geradezu drängen, mit ihren Längsseiten berühren, 8—10 und mehr eng nebeneinander. Die Knospen sind breit und von derselben Form, wie beim Erwachsenen. Der Knospenbesatz der Furchen reicht bis über den Rand, so dass einige auch auf die freie Oberfläche zu liegen kommen. Vier Furchen tragen Knospen auf beiden Seiten, doch ist eine tiefe Furche ganz besonders reich besetzt.

Kein Fettgewebe, wenig lymphadenoides Gewebe.

Foliata eines 4 Monate alten Knaben. Pathologisches Institut Breslau. (P. I. Br. II.)

Die Furchen enthalten zahlreiche, aber weit auseinander stehende Knospen, deren Form aber noch nicht die endgültige ist. Die Knospen sind vielmehr lang und haben peripherisch öfters eine kolbenförmige Verdickung. Aber daneben kommen auch noch spindelförmige, sehr lange Zellen in zusammengeneigter Stellung vor, die nicht fertig formierten Knospen, sondern jüngeren Stadien angehören.

Die Mucosa ist frei von irgendwelchen adenoiden Haufen, das Epithel überall intakt. Nirgends Fettgewebe, speziell im Gebiete der v. Ebnerschen Drüsen.

Foliata eines einige Wochen alten Mädchens. Path. Inst. Berlin S. Nr. 1118, 04. Nabelgangrän und Nabelsepsis (Dr. Westenhoeffer). 8. X. 04. Genaues Alter des Kindes nicht festzustellen. Blasse, stark kontrahierte Zunge; Maße: lang 31, breit 23 mm.

(Sehr frisches Material, Sektion am Todestage.) Etwa sechs der hinteren, noch seichten Einschnitte enthalten beiderseits

Knospen, bis zu acht nebeneinander. Nirgends lymphadenoides Gewebe, nirgends Fettgewebe.

Foliata eines Knaben von zwei Wochen. Path. Inst. Berlin. S. Nr. 1116, 04. Diagnose: Sepsis, allgemeine Atrophie. Gestorben 6. X. 04, seziert 8. X. 04.

Länge der Zunge (vom For. coecum bis zur Spitze): 33 mm; stark venös injiziert. Konservierung in Orth scher Flüssigkeit. Stückfärbung in Mayer schem Carmalaun, Photoxylin.

Die histologische Untersuchung weist keine Knospen nach, doch kann dies in Anbetracht der stellenweise deutlichen Mazeration nicht ausschlaggebend sein. Die Eiweissdrüsen sind aber dementsprechend noch sehr wenig ausgebildet. Keine lymphadenoiden Massen in der Mucosa, keine Spur von Fettgewebe.

Foliata eines drei Tage alten Kindes. Path. Inst. Breslau (bez. P. I. Br. Nr. V).

Neben einer Anzahl (bis fünf und sieben nebeneinander) fertig aussehender Knospen an den Rändern der Gräben kommen Elemente vor, die auf noch nicht fertige Knospen hinweisen (cf. oben).

Die Eiweissdrüsen sind wiederum noch wenig umfangreich. Nirgends Fettgewebe. Kein adenoides Gewebe.

Gorilla und Orang. Sehen wir nun zu, wie sich die Zungen der Anthropoiden, Gorilla und Orang, die ich histologisch untersuchen konnte[1]), verhalten. Gorilla gorilla, Weibchen von elf Jahren, (Breslau): Knospen finden sich in weiter Ausdehnung, auch in den vorderen und seichteren Furchen; doch sind sie hier viel spärlicher. Sie kommen also weit häufiger, in weiterer Ausdehnung als beim Menschen vor. Die Grösse der Knospen ist 80 μ Länge zu 40 μ Breite. Die tiefsten Furchen bergen eine grosse Menge, sodass im Schnitte 20 nebeneinander, auf beiden Seiten des Grabens, gezählt werden.

Die Eiweissdrüsen sind gut entwickelt, nirgends Fettgewebe. Geringe Infiltrationen unter dem Epithel im Bereiche der vorderen Furchen, nirgends in üppigerer Ausdehnung oder in Knötchenform (cf. Orang).

Satyrus Orang, etwa sechs Jahre altes Männchen, Berlin.[2]) (Abgebildet in dem Schema der Fig. 11.)

[1]) Vergl. Lit. S. 410 und S. 383 dieser Arbeit. Die genaueren Angaben der histologischen Foliata-Untersuchung finden sich in meiner Gorilla-Arbeit l. c. S. 622 und 623.

[2]) Vergl. S. 357—359 meiner Orang-Arbeit, l. cit.

Beide Seiten aller Furchen der wenig umfangreichen Foliata sind mit sich dicht drängenden Knospen besetzt. Die Knospen sind kleiner und schlanker als beim Menschen und Gorilla. Nirgends eine Spur von Fettgewebe.

Dagegen finden sich Lymphknötchen in grosser Ausdehnung und in einer eigentümlichen, ganz bestimmten Anordnung: Sie liegen als Knoten oder Stränge (ich zitiere hier fast wörtlich aus meiner vor drei Jahren geschriebenen Abhandlung über die Orangzunge) in der Mitte der „Blätter", eben da, wo bei der architektonisch viel vollkommeneren Kaninchenfoliata der zentrale Blutraum von Drasch liegt. So zwar, dass sie mit ihren Rändern fast nirgends die seitlichen, mit Knospen versehenen Flächen, vielmehr nur die obere, „freie" Fläche berühren, an deren Epithel auch die Durchwanderung allem Anschein nach üppig vor sich geht und auf welche Strecken sie sich beschränkt. So ist die Schmeckfunktion durch die Emigration der Leucocyten in keiner Weise gestört, das knospentragende Epithel wird durch diese eigenartige Lokalisation der Lymphknötchen nicht behelligt. Dies „nebeneinander" der beiden Leistungen derselben Örtlichkeit, der Schmeckfunktion und der Emigration der Leucocyten ist in dem Schema (Fig. 11) verdeutlicht. Man sieht darin, wie das knospenhaltige Epithel der Gräben, in welche die Eiweissdrüsen münden, vom Strome der Wanderzellen durchaus geschont ist. Auch an den Papillae vallatae können beide Einrichtungen nebeneinander bestehen, doch dient eine bestimmte Strecke des Epithels naturgemäss immer nur einer Funktion. Wo Knospen lagern, findet sich nur Durchwanderung in sehr spärlichem Maße.[1]) Das ist aber nirgends so deutlich und in regelmässiger Anordnung wie an der Foliata des Orang zu zeigen, wo eben die Lymphknötchen mit ihrem Keimzentrum in die Mitte der Leisten zu liegen kommen.

Hieran anschliessend gebe ich noch meine Notizen über die Histologie der Foliatae und Vallatae von Macacus, Cercopithecus und Lemur, die ich im Anatomisch-biologischen Institut zu Berlin untersuchen konnte.

[1]) Ich will hier auf diese Dinge nicht noch einmal genauer eingehen. Vergl. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. IV, II, p. 250 u. IX, 353 ff. und die Textfigur daselbst.

Foliata von Macacus rhesus.

Sehr regelmässige Furchen, die gerade in die Tiefe gehen, mit Knospen reich besetzt. In einem Schnitt werden bis 18 übereinander gezählt. Nirgends Follikel, im Gegenteil zeigt das Stratum der einzelnen Leisten stets im Zentrum eine bindegewebige mehr kernarme Partie, während der peripherische, ans Epithel angrenzende Teil bedeutend kernreicher ist. Dies geht in derselben Weise durch alle Leisten hindurch und entspricht Befunden beim Menschen und Anthropoiden. Nirgends findet sich Fettgewebe.

Vallata von Cercopithecus (spec.?).

In den wenigen Schnitten, welche mir hier (aus der Sammlung des Hertwigschen Instituts) zur Verfügung standen, konnte ich folgendes feststellen: Es finden sich Knospen nur an der Papillenseite, nicht an der gegenüberliegenden Wand, was aber keinen bindenden Schluss auf die wahren Verhältnisse zulässt. Die Knospen sind gross, breit, fast kugelrund gestaltet.

Der bindegewebige Grundstock der Papille ist sehr gleichmässig beschaffen, es ist ziemlich lockeres Bindegewebe mit ungefähr überall gleichem, spärlichem Kernreichtum. An der Basis finden sich in der Papille selbst einige wenige Eiweissdrüsenläppchen. Keine Spur von Fettgewebe. Nirgends Infiltrationen, geschweige denn Follikel ähnliche Bildungen.

Foliata von Lemur (spec.?).

Etwa zwölf sehr gleichmässige knospentragende Einschnitte. Knospen gross, rund; öfters sechs bis zehn in einem Schnitte übereinander. In der Tiefe nirgends Fettgewebe; keine Lymphknötchen oder ähnliche Bildungen.

Besprechung der Literatur.

Soweit reichen meine eigenen Untersuchungen; es erübrigt jetzt, die Literatur einzusehen und die Ansichten der wichtigsten Autoren zu vergleichen. Da viele einzelne Punkte in Betracht kommen, werde ich diese nacheinander behandeln, da sonst eine Übersicht schwerlich zu schaffen sein würde; ich werde also noch weiterhin den Stoff anordnen, nicht die Ansicht der einzelnen Forscher im Zusammenhang vorbringen.

I. Umfang und Ausbildung des Organs; Furchen und Papillen; Knospen.

Albin (1754) spricht bereits von Papillae degenerantes posteriores. Der Name: Pap. lingualis foliata findet sich erst bei Weber (in Hildebrandts Anatomie[1]) und A. F. J. C. Mayer;, er stammt wohl von Mayer (1842). Wyss fand keine Knospen, die aber W. Krause um dieselbe Zeit (1870) gesehen hat; dieser beschreibt fünf vertikale Längsspalten, am Rande der Spalten hier und da eine Papilla fungiformis. Die „Epithelknospen" stehen in der Tiefe der Spalten dicht gedrängt.

Genauer und für uns überaus wertvoll sind die Angaben von v. Ajtai (1872). Nach ihm ist hier die Zahl der becherförmigen Organe gering und ihre Verteilung eine unregelmässige. Sie finden sich besonders „im hinteren Teile der Faltenbildung", seltener im mittleren, garnicht im vorderen. Die Papille ist funktionsfähig, wie die Pap. vallatae des Menschen, allerdings im Vergleiche mit der Foliata beim Kaninchen rudimentär.

F. Tuckerman (1888): Die Pap. foliata variiert und ist beim Menschen gewöhnlich rudimentär; es finden sich hier 5—8 unregelmässige Falten. Auch von anderer Seite wird die grosse Variationsbreite des ganzen Organs und die Regellosigkeit der Faltenbildung betont.

Angaben über jüngere Stadien beim Menschen finden sich bei Hönigschmied und bei Tuckerman: Hönigschmied (1873) findet beim Neugeborenen unregelmässig verteilte Knospen im Seitenepithel und auf der freien Oberfläche der Leisten; hier sogar oft zahlreicher. Tuckerman untersuchte auch fetale Zungen. Die Falten der Foliata sind bei Feten von 4½ und 5 Monaten noch nicht entwickelt, während sie bei zwei Feten von 7 Monaten gut ausgeprägt waren. Er schätzt bei einem Kind von 4 Monaten den Knospengehalt jeder Pap. foliata auf 1500.

Die Arbeit, mit der wir uns besonders zu befassen haben, ist die von V. von Ebner: Die acinösen Drüsen der Zunge und ihre Beziehungen zu den Geschmacksorganen (1873). Hierin kommt der Verfasser ausführlich auf die Foliata zu sprechen und bildet sie auch ab. Ich gebe deshalb einiges aus dieser wichtigsten Untersuchung wörtlich wieder.

Nach v. Ebner liegen bezüglich der Form und Ausbildung ausserordentlich wechselnde Verhältnisse vor. Nicht etwa alle queren Schleimhautfalten dürften, wie dies von v. Ajtai geschehen sei, als Pap. foliata bezeichnet werden, sondern nur der Teil dieser Falten, der knapp vor der Basis des Arcus palatoglossus liegt, nach Maßgabe des Knospengehaltes und besonders wegen der Verteilung der serösen Drüsen. Diese überschreiten auch bei Tieren den Umfang der Papillen nur wenig (Cavia cobaya, Mus musculus und decumanus, Hund, Schwein), sind ebenso beim Menschen wie bei Tieren auf die Region der Pap. vallatae und foliatae beschränkt, deren wichtigen Hilfsapparat sie darstellen. — Deshalb können wir ja die Zone der serösen Drüsen als Maßstab für den Umfang der Pap. foliata mit

[1]) Zitiert von Klein in Strickers Handbuch.

Vorteil benutzen, zumal die Verteilung der Knospen so stark wechselt und die Papillenoberfläche so inkonstant ist.

Bei den meisten von v. Ebner untersuchten Zungen grenzten sich die hintersten „Falten", die er einzig als Pap. foliata bezeichnet wissen will, ziemlich deutlich durch ihre Höhe von den weiter nach vorne liegenden ab; sie sind häufig durch verschiedenartig gestaltete finger- oder pilzartige Papillen ersetzt. Unmöglich ist es, eine allgemein zutreffende Beschreibung zu liefern; „häufig ist die Papille aus 4—6 etwas höheren, 3—4 mm langen, meist den Zungenrand kreuzenden, manchmal aber auch ganz unregelmässig verlaufenden Falten gebildet, zwischen welchen kleinere, die teils von den Hauptfalten unter spitzen Winkeln abgehen, teils selbständig sich erheben, verteilt sind." Dann kommen auch innerhalb und an den Enden dieses Komplexes Papillen von verschiedener Gestalt vor. „Häufig sind diese Papillen in einer Richtung komprimiert und stellen dann Übergangsformen zu den eigentlichen Schleimhautfalten dar. Sowohl auf den Falten als an den Papillen sind da und dort sekundäre Papillen zu bemerken. An manchen Zungen sieht man fast garnichts von Falten; das ganze Organ, für welches dann der Name P. foliata nicht mehr zutreffend ist, kann aus mannigfaltig gestalteten, ziemlich hohen Papillen zusammengesetzt sein." Ein andermal sind vorwiegend Falten vorhanden.

Es ist schwer, Maßangaben zu machen, doch sind Falten von 2 mm Höhe und 1—1,5 mm Breite etwas gewöhnliches. Die Länge variiert bei grösseren Falten von 2—5 mm. Das ganze Organ soll 10—15 mm lang und 5 mm breit sein.

Der Knospengehalt ist ein reichlicher, beschränkt sich aber auf wenige Falten; die Mehrzahl ist von Knospen frei, auch liegen diese nicht selten auf der freien Oberfläche. In Köllikers Handbuch wird die Verteilung der Knospen als ziemlich regellos bezeichnet. „An einzelnen Blättern stehen dieselben in grosser Zahl und zwar nicht bloss an den Abhängen, sondern häufig bis an[1]) die freie Oberfläche." Andere Blätter sind nur auf einer Seite mit Knospen versehen, wieder anderen können sie auf grösseren Strecken oder ganz fehlen.

Soweit die Beschreibung v. Ebners. Ich finde in der beigegebenen Figur, Fig. 861 (Handbuch der Gewebelehre des Menschen), einem senkrechten Durchschnitt der Pap. foliata eines neunjährigen Knaben, sehr viele aber regellos verteilte Knospen. Die Furchen sind recht gut ausgeprägt. Die Knospen sitzen lediglich an den seitlichen Wänden der Blätter (am Epithel,

[1]) Es ist wohl hier gemeint, dass die Knospen eben auch auf der freien Oberfläche zu liegen kommen. Diese regellose Lage ist bedingt durch den unregelmässigen Wuchs der Papillenkämme bezw. der Furchen, wobei es dann gewissermassen zu einer multiplen Eversion der eigentlich tief gelegenen Stellen kommt. Das ist natürlich etwas ganz anderes, als der Zustand, den ich beim wilden Kaninchen gefunden habe, wo die Knospen „bis an" die freie Oberfläche reichen, was einer maximalen Ausnutzung der Furchen als Knospenlagerstätten entspricht. (l. c.)

welches die Furchen einfasst), wenn sie auch hier mehrfach bis dicht an die Oberfläche reichen; an der freien Oberfläche sind keine eingezeichnet.

In der Fig. 22 der Arbeit von 1873 besitzt eines der Blätter 13 Knospen, von denen einige jedenfalls an der freien Oberfläche gelegen sind, selbst wenn man annimmt, dass beim lebenden Objekte ein engeres Aneinanderliegen der Teile obgewaltet hat.

II. Fettgewebe unter der Papilla foliata.

Das Auftreten von Fettgewebe im Bindegewebe an Stelle der schwindenden Eiweissdrüsen findet sich nirgends erwähnt und ist wohl überhaupt von keinem Autor in Betracht gezogen worden. Dennoch sehe ich in der oben bereits angezogenen Figur (22 auf Tafel II, Graz 1873) der Ebnerschen Arbeit ganz deutlich das eingezeichnet, was ich in meinen Schnitten gefunden habe, nämlich Fettgewebe an den Läppchen der Eiweissdrüsen, und zwar nur an diesen Drüsen, nirgends sonst daneben im Bindegewebe. Vereinzelte Fettzellen kommen im Bindegewebe und auch in den Schleimdrüsen der Zunge vor, wie v. Ebner a. a. O. abbildet, jedoch nirgends wird von diesem gewissenhaften Forscher eine weitergehende Verfettung gerade der Eiweissdrüsen erwähnt oder gar in Verbindung mit den sonstigen Degenerationserscheinungen an der Pap. foliata gebracht.

III. Lymphadenoides Gewebe.

Ganz anders haben die Autoren auf das Vorkommen von Lymphknötchen und lymphadenoidem Gewebe überhaupt in den Schleimhäuten der Geschmacksregionen geachtet. Besonders sind es Oppel, Schaffer, Gmelin, denen wir wichtige Auskünfte in dieser Hinsicht zu verdanken haben.

Oppel weist ausdrücklich darauf hin, dass das Vorkommen von Lymphknötchen unter der Foliata ein aussergewöhnliches Ereignis ist. Die vordere Grenze der „Balgdrüsen" liegt vielmehr sonst weiter hinten, in dem Bereich der Schmeckpapillen kommen sie gewöhnlich nicht vor (vergl. auch Wilh. His, Anatomie menschlicher Embryonen). Er hat dies durch exakte Rekonstruktionen nachgewiesen (Taf. II, Fig. 19 bei Oppel). Die aussergewöhnlichen Beziehungen, die er an der Zunge eines Erwachsenen, eines Hingerichteten, gefunden hat, sind in Fig. 279 auch abgebildet; dicht neben einer Knospen bergenden Furche liegen die Lymphknötchen einer Balgdrüse und in der Mitte dieser ist im Schnitte das Pflasterepithel der zentralen Einsenkung sichtbar.

Schaffer fand gut ausgebildete Lymphknötchen mit Keimzentren gelegentlich in der Wallwandung der Pap. vallatae; regelmässig aber diffuse Leucocytenansammlungen um die Ausführungsgänge der serösen Drüsen. Falls diese durch die Papille selbst aufsteigen, liegen diese Zellhaufen natürlich im Stroma der Papille selbst. Der Grundstock der Vallatae hat aber ursprünglich kein adenoides Gewebe eingelagert; kommt dies vor, so ist es stets als etwas Sekundäres zu betrachten (vergl. meine Arbeit 1901, S. 251). Dagegen fand Schaffer an Durchschnitten durch die Pap. foliata eines neunjährigen Knaben auch unter dem knospentragenden Epithel Leuco-

cytenansammlungen (vergl. auch die Abbildung der Foliata bei v. Ebner in K.'s Handbuch III, 1, S. 20, wo sich spärliches adenoides Gewebe findet). Gut abgegrenzte Lymphknötchen bergen aber nach Schaffer und Gmelin die Papillen nur bei Tieren. Gmelin[1]) sah lymphadenoides Gewebe in jeder umwallten Papille und zwar entweder als nicht scharf umschriebene zellige Infiltration, oder als förmlichen Lymphknoten. Die erstere Form, welche er besonders bei jüngeren Individuen (neugeborenes Kind und Fohlen) beobachtete, hat ihren Sitz im bindegewebigen Stratum unter dem knospenhaltigen Epithel an der Seitenwand der Papillae vallatae. Die zweite Form (Lymphknötchen) bildet er in Fig. 4 ab, wo ein Lymphknoten mitten in der Papilla vallata des Hasen gezeichnet ist. Ich kann jedoch nicht finden, dass diese Anhäufung lymphadenoiden Gewebes irgendwie bedeutender ist, als dies auch beim Menschen vorkommt. Ebenso ist in Fig. 2 derselben Arbeit etwas adenoides Gewebe in dem Papillenblatte einer Papilla foliata vom Wickelbär (Cercoleptes caudivolvus) dargestellt. Auch beim Känguruh (Halmaturus giganteus), dessen Foliata durch sehr wenig umfangreiche Grübchen gebildet wird, birgt das Stratum lymphadenoides Gewebe.

Dagegen ist es bezeichnend, dass die rudimentäre Papilla foliata der Katze Lymphknötchen aufweist. Gmelin statuiert aber nicht etwa einen Zusammenhang mit dem Rückgang des Organs bei diesem Tiere. Er sagt nur: Die Hauskatze hat eine verkümmerte Papilla foliata und stellt in der Abbildung eine unregelmässige Einsenkung zwischen zwei Papillen dar, welche wohl ausgebildete Knötchen enthalten.

Schliesslich sei noch eine Angabe über die Lymphgefässe der Papillae vallatae des Menschen angeführt, die Klein gemacht hat: Die Papillae vallatae enthalten eine grosse Zahl von Lymphgefässen, die aber an den Stellen, wo die Knospen liegen, nicht so reich sind, wie im Rest der Papille. Die zentralen Lymphsinus der Foliataleisten, von welchen Gmelin spricht, gehören aber zum Blutgefässsystem, wie ich mehrfach hervorgehoben habe. Und zwar hat Drasch dies selbst schon festgestellt (vergl. meine Abbildung der Foliata des domestizierten Kaninchens im Anat. Anz., Bd. XXI, S. 356).

Ergebnisse.

Bevor ich auf die Ergebnisse meiner Untersuchungen eingehe und diese mit den Ansichten der Autoren zusammenhalte, erscheint es mir geeignet, einige Worte über die gewählten Bezeichnungen und über die Zählung der Furchen zu sagen.

In ihrer vollendetsten Gestalt, d. h. bei einigen Nagern, präsentiert sich ja die Foliata als blättriges Gebilde, aber schon eine etwas erweiterte Kenntnis in der Klasse der Nager selbst lässt uns den formbestimmenden Wert des Grabens erkennen. Beim Menschen, besonders mit Heranziehung

[1]) l. c. S. 13.

jüngerer Stadien und der nächstverwandten Anthropoiden, wird das ganz klar und sogar auch beim Kaninchen, wo der Foliatakomplex im ganzen prominiert, reichen die Einschnitte, wie bekannt, doch viel tiefer als bis zum sonstigen Niveau der Zunge hinab.

Wenn auch mit Recht darauf hingewiesen wurde, dass Papilla foliata eine sehr uneigentliche Bezeichnung sei, so bin ich doch nicht dafür, derartige einmal eingeführte Namen fallen zu lassen, zumal jeder weiss, was darunter verstanden wird. Ich nenne deshalb weiter den ganzen Komplex der Einsenkungen und papillären Erhebungen am hinteren Zungenrande: Papilla foliata. Hier haben wir es beim Menschen nun mit sehr verschiedenen Zuständen zu tun, unter denen jedenfalls mehr oder weniger tiefe quere Einschnitte, Furchen, dem Ideal am nächsten kommen. Sind diese Furchen weniger tief und prävalieren die Erhebungen, sei es als quer gestellte Kämme, sei es als klein-papilläre Hervorragungen und Papillenbeete, so muss das auch sprachlich unterschieden werden. Ich empfehle deshalb, den Ausdruck: Falten, den v. Ebner gebraucht, lieber ganz zu meiden; er wäre höchstens dann berechtigt, wenn man sich für keinen der von mir genauer unterschiedenen Zustände erklären will; auch von mir ist er in diesem weiteren Sinne öfters angewandt worden. Dagegen kann man für die Einschnitte promiscue die Ausdrücke: Furchen und Gräben, für die dazwischenliegenden Teile der Schleimhaut: quere Papillenkämme, Leisten, Blätter, Lamellen gebrauchen.

Unklare Ausdrücke führen hier wie überall zu Missverständnissen. Betreffs der Besetzung mit Knospen wird man (bei Foliata wie Vallata) immer am besten fahren, wenn man den Graben ins Auge fasst, worauf ich in früheren Schriften des öfteren hingewiesen habe. Dann wird man nicht wieder zu lesen bekommen: „Beide Wände der Papille (Pap. vallata) tragen Knospen“. Das ist natürlich ganz unmöglich, da die Papille nur eine Wand besitzt; es müsste heissen: Die Wand der Papille selbst und die des Walles. Da dieser aber vielfach nicht ausgesprochen ist: Die Papille selbst und die gegenüberliegende Wand. Am kürzesten und richtigsten ist es aber zu sagen: Beide Wände des Ringgrabens tragen Knospen. (Vgl. übrigens des weiteren hierüber Text und Anm. in Roux' Archiv XVI, 2, S. 185.)

Über die Schwierigkeit der Furchenzählung habe ich mich an andrer Stelle so eingehend verbreitet, dass der Hinweis auf die leicht zugängliche Arbeit[1]) wohl genügt. Wenn man beim Menschen nun gar Zählungen vornimmt, so ist das von sehr geringem Werte. Ich habe es deshalb unterlassen, auf diese Grössenvariationen näher einzugehen, auch ist dafür ein sehr grosses Material vonnöten. Mache ich aber in meinen Beschreibungen, wie das etliche Male der Fall ist, bestimmte Angaben, so waren diese stets besonders deutlich ausgeprägt; sonst habe ich Zahlenangaben ganz fortgelassen.

Wie steht es nun mit der Begrenzung des Organs im ganzen, besonders am vorderen Rande, wo der Rückgang besonders auffällig ist? Hier sind die Furchen seichter, die Knospen werden spärlicher, bis sie ganz fehlen. V. v. Ebner wies 1873 mit Recht darauf hin, dass wir in den neu entdeckten Eiweissdrüsen einen besseren Anhaltspunkt besitzen, als in den so wechselnden Verhältnissen der Oberflächenfältelung und der so lückenhaften Besetzung mit Knospen. Er tritt in dieser Hinsicht gegen Ajtai auf, der die Eiweissdrüsen nicht kannte und das Organ viel weiter nach vorne reichen liess, wo in den Furchen beim Menschen nie mehr Knospen gefunden werden. Ajtai gibt aber wohlverstanden selbst an, dass im vorderen Dritteile des von ihm als Pap. foliata bezeichneten Komplexes die Knospen fehlen. Findet aber der Rückgang besonders in der Richtung von vorne nach hinten statt, so ist es klar, dass die rudimentäre Foliata des Menschen weiter nach vorne reichen muss, als Knospen gefunden werden. Sind nun diese Gebilde auch viel hinfälliger, als die Eiweissdrüsen, so konnte ich doch auch an diesen die Anzeichen eines Rückganges feststellen, und wenn sie am vorderen Ende fehlen, während die Schleimhaut hier noch so gefältelt ist, wie der hintere funktionsfähige Abschnitt, so kann ich doch nicht davon absehen, diesen Teil zur Foliata hinzuzurechnen. Die morphologische Betrachtung ist hier die einzig massgebende, nicht die physiologische. Damit kehre ich durchaus zur Ansicht Ajtais zurück. Selbst wenn das Epithel dieser ganz und gar von der übrigen Zungenoberfläche abweichenden Strecke (die sich nach vorne der funktionsfähigen Foliata

[1]) Über die Ausdehnung der Pap. foliata, siehe Literatur.

v. Ebners anschliesst) dicker wird und verhornt, wie das auch bei einer grossen Zahl von Pap. fungiformes der Menschenzunge regelmässig bei dem Übergange zur festen Nahrung im individuellen Leben stattfindet, so ist doch eben ein Teil der Foliata seiner früheren Bestimmung verlustig gegangen und diese Umbildung gehört eben mit zur Rückbildung des ganzen Organs.

Die deutliche Abgrenzung der hinteren höheren von den vorderen niedrigen Blättern, von der v. Ebner spricht, kann ich nicht bestätigen, wohl habe ich des öfteren notiert[1]) und auch bei Tieren beschrieben, dass die vorderen Furchen kürzer und seichter sind; aber sie gehören meiner Ansicht nach eben mit zur Foliata, was besonders der Zustand bei Tieren lehrt. Beschränken wir uns indessen einzig auf den Menschen, so ist es bezeichnend, dass in jüngeren Stadien die Furchenzahl eine höhere, der ganze Komplex umfangreicher und deutlicher ist. Hier war es mir ja auch möglich, Typen herauszufinden, die dann erst nachträglich an der Erwachsenenzunge gesehen wurden. Wegen des Wertes der Ebnerschen Eiweissdrüsen für die Begrenzung der Foliata verstehe man mich nicht falsch; sie bieten praktisch ein unschätzbares Hilfsmittel für das Auffinden der knospenhaltenden Furchen, aber wissenschaftlich erscheint mir die Ansicht, dass die Foliata nach vorne hin zugleich mit ihnen ein Ende nimmt, doch unhaltbar. Dass ich aber nicht etwa Querfalten des Zungenrandes zur Foliata hinzuziehe, gegen diesen Vorwurf schützt mich wohl am ehesten ein Hinweis auf meine Kritik der Ansichten Giacominis von der Ausdehnung der Foliata bei Negern (vergl. meine Arbeiten über die Orangzunge, S. 357—359 und über die Gorillazunge, S. 622—623). Die histologische Untersuchung der vorderen, nicht mehr im Dienste des Geschmacks stehenden, jetzt rein mechanischen Papillenkämme, die ebenso wie ihr Aufbau ein sehr regelmässiger sein kann, durch ganz gleich tiefe Einkerbungen voneinander getrennt sind, ist sehr weit übereinstimmend mit dem der jetzt mechanischen Zwecken dienenden verhornten Fungiformes der Erwachsenenzungen. Das Epithel ist durchgehends dick, und vor allem der Bindegewebsstock zeigt eine Teilung in sekundäre Leisten, die sehr

[1]) Man vergleiche auf Seite 380/81 das zweite und siebente von mir untersuchte Neugeborene. (Breslauer Anatomie Nr. VI und IX.) Die Vertiefung nach hinten ist eine successive.

weitgehend fingerartig ist und an den Leisten der hinteren Foliata-Partie noch zu sehen ist. Ich kann mich aber durchaus nicht entschliessen diese Teile der Schleimhaut etwa wegen dieses abweichenden histologischen Baues als Einkerbungen und quere Wulstungen des Zungenrandes zu bezeichnen, der nichts mit der Foliata (im anatomischen Sinne) zu tun haben sollte.

Entwicklungsgeschichtlich konnte ich feststellen, dass der Beginn einer Furchenbildung bei Feten vom dritten bis fünften Monate bereits zu sehen ist (vgl. S. 382/83); dennoch kommt es vor, dass die Gegend selbst später (sechster Monat) noch gar nicht differenziert erscheint. Sonst sind im fünften bis sechsten Monat zwei bis drei Furchen zu finden. Das stimmt im ganzen mit den Tuckermanschen Angaben recht gut überein, welcher sie im siebenten Fetalmonate gut ausgebildet fand.

Zumeist findet dann in den letzten Monaten des intrauterinen Lebens eine weitere Ausgestaltung des Organs statt, sodass wir beim Neugeborenen vier bis sechs tiefere (hintere) Furchen erkennen, doch ist wiederum hervorzuheben, dass eine ganze Reihe von Zungen in der Entwicklung zurückbleiben (geringere Zahl und seichtere Furchen; Typen anderer Art, vgl. S. 379 ff.). Immerhin ist jetzt, bei Säuglingen, der Zustand der Furchen und Kämme am deutlichsten. Ob die Furchenzahl noch etwa bis zum sechsten Monate hin zunimmt, kann ich wegen der geringen Zahl der untersuchten Fälle und wegen des Problematischen der Furchenzählung nicht mit Bestimmtheit sagen; es scheint fast so, da ich bei vier etwas älteren Säuglingen (vergl. S. 380) mehr und besser ausgeprägte Furchen sah.

Dabei ist der Reichtum an Knospen beim Säugling ein grosser, wie auch die Autoren angeben. Ich fand diese Gebilde in vollkommener Ausbildung und in üppiger Zahl bei einem ein Monat und bei einem sechs Monate alten Kinde (vergl. S. 389 P. J. Breslau II und P. J. Berlin Nr. 1118), doch waren bei fast gleichaltrigen Säuglingen (wenige Tage alt, zwei Wochen, vier Monate) weder die Knospen überall fertig gebildet, noch die v. Ebnerschen Eiweissdrüsen.

Während beim Säugling zumeist — wenn man überhaupt von deutlichen Einschnitten sprechen kann — fünf bis sechs Furchen bestehen, die Knospen tragen und tiefer eingeschnitten sind, finden sich an der Erwachsenenzunge höchstens drei Ein-

schnitte; die blättrige Form ist häufiger; — ganz abgesehen von Bildungen, die stark zurückgeblieben sind, wie sie in jedem Lebensalter gefunden werden. Aber auch die besten Formen vom Typus III reichen nicht an solche der Säuglingszunge heran, die hier recht häufig vorkommen.

Der genauen Beschreibung der Varianten, welche v. Ebner lieferte, kann ich mich sonst im ganzen anschliessen, nur muss ich betreffs des Knospengehaltes hervorheben, dass mir mehrere Fälle auch von Erwachsenen begegnet sind, wo zwei und drei tiefe und gerade hinabführende Furchen in der regelmässigsten Weise beiderseits mit Knospen üppig besetzt waren, wie ich es auch beim Orang — dort allerdings in mehr Furchen — gesehen habe.[1]) Stets geht Hand in Hand die Tiefe und Regelmässigkeit der Furchenbildung mit einem grossen Knospengehalt. Solche gute Bildungen sind die zweite, sechste und siebente von mir angeführte Erwachsenenfoliata (S. 385 ff.), während die unregelmässigen Bildungen wenig und unbestimmt lokalisiertes sensorisches Epithel tragen; dann kommen auch Knospen auf der freien Oberfläche zu liegen, wie in meinem dritten Falle. Beobachtet wurde ferner, dass in einigen Fällen, die nicht dem Typus III nahe kamen, die Knospen kleiner waren und ebenso ist von Interesse, dass in einem Falle, wo die Foliata sehr unregelmässig war und dementsprechend wenig Knospen enthielt, auch die untersuchte Vallata dem Befunde entsprach (erster angeführter Fall).

Bei den dem Menschen am nächsten stehenden Tieren, bei den Affen und speziell bei den Anthropoiden, kann nicht davon die Rede sein, dass wir es mit einem Rudimente zu tun haben. Von den Anthropoiden besitzen wir allerdings bisher nur sehr geringe Kenntnisse; histologisch sind überhaupt nur zwei Zungen und zwar von mir untersucht worden (1906). Weder meine histologischen Untersuchungen (vgl. auch oben S. 390/91) noch die Ausbildung der Schleimhaut geben uns Hinweis für einen rudimentären Zustand. Die Schwankungen in der Grösse, dem Umfange allein (Stahr 1903), auf den Wiedersheim Wert zu legen

[1]) Also auch beim Menschen ist die Pap. foliata nicht in jedem einzelnen Falle rudimentär ausgebildet. Wenn ich auch damit keineswegs die Lehre von dem rudimentären Charakter des Organs beim Menschen bekämpfen will, so verdient doch betont zu werden, dass sich garnicht so selten gut erhaltene Furchen mit dichtem Knospenbesatz finden.

scheint, beweisen aber bei diesem Organe garnichts, da der Umfang auch bei Tieren mit notorisch gut ausgestatteter und auf der Höhe der Funktion stehender Foliata erheblichen Schwankungen unterworfen ist. Auch kommen hier Beziehungen kompensatorischen Charakters zu anderen Knospenlagern in Betracht, wobei wohl die Pap. vallatae am meisten zu berücksichtigen sind. Es fehlen aber — und das erscheint mir ausserordentlich wichtig — neben erheblicheren Schwankungen des Grades, die ja eben auch bei Mus, Lepus, Cavia cobaya zu finden sind, solche der Form, wie sie beim Menschen vorkommen. Höchstens könnte mein Befund an Knospen, die in den vorderen seichteren Furchen von Gorilla spärlicher und unregelmässiger liegen, dazu Anlass geben, dass wir sagen: bei Anthropoiden sind die Furchen nicht ganz ausgenutzt (vgl. Stahr 1902: wildes und domestiziertes Kaninchen). Wir sind weit davon entfernt, heute schon sagen zu können, wie schnell die Knospenbesetzung sich ändern kann, wie schnell sie stellenweise schwinden, auch nur spärlicher werden kann, ob dazu überhaupt mehrere Generationen der Domestikation gehören oder ob eine geringere Inanspruchnahme der Funktion bei dem einzelnen Individuum durch längere Jahre hindurch schon ausreicht. Hier liegen noch viele Fragen offen. Jedenfalls will ich hier nicht das Gefangenenleben heranziehen, sondern nur feststellen, worauf es mir ankommt, dass bei Anthropoiden eine Unordnung im Aufbau der Foliata nicht besteht. Somit fehlen auch die Begleiterscheinungen, zu deren Besprechung ich nun übergehen werde.

Verfettung der Eiweissdrüsen. Ich sagte oben in meiner kurzen Übersicht über die einzelnen Punkte bei den Autoren, dass bisher von niemand Fettgewebe in den Eiweissdrüsen der rudimentären Foliata gesehen und wohl überhaupt von niemand in Betracht gezogen worden sei, dass die serösen Drüsen in dieser Weise am Rückgang der Pap. foliatae Anteil nehmen könnten. Gilt dies auch von dem Zustande der Eiweissdrüsen, den ich besonders im Auge habe und speziell vom Menschen, soweit ich die Literatur kenne, so ist doch seitens eines Forschers, der viele Beiträge zur Anatomie der Geschmackspapillen geliefert hat, wohl der Zustand der serösen Drüsen überhaupt beim Rückgange der Foliata beachtet worden. Tuckerman (1888) hält dafür, dass die Foliata beim Schweine (pig) sehr variabel

und oft unsymmetrisch sei. Die Vorfahren des Schweines hätten eine gute Foliata besessen, jetzt sei sie rudimentär. In seinem Fall vermisste er Knospen ganz, während sie sonst vorkommen, aber die Eiweissdrüsen, sagt er, seien immer gut entwickelt. Danach müsste die rudimentäre Foliata des Schweines durchaus andere Beziehungen zu den Drüsen darbieten, als die des Menschen, was an sich höchst unwahrscheinlich ist und meinen Befunden widerspräche. Ebenso widerspricht die Angabe, dass die Foliata oft unsymmetrisch sei, den Ergebnissen aller meiner Untersuchungen. Danach sind Asymmetrien auf unserem Gebiete höchst selten (vgl. Stahr 1903, 1906 [Orang], S. 347: „Symmetrie der Variation"). Wie weit, ganz im Gegenteil, die Symmetrie geht, das zeigt auch eine sorgfältige Untersuchung der Entwicklung. Hier finden sich, trotzdem individuell die Entwicklungshöhe eine so verschiedene ist, rechts und links durchaus dieselben Varianten. (Typus I, vergl. Taf. XVI, Fig. 2 u. 3). Neben dem Schweine kommt für Untersuchungen zur Vergleichung mit dem Menschen unter anderen auch die Hauskatze in Betracht, von der bereits oben (Literaturbesprechung III, Gmelin, S. 396) die Rede war. — Bei ihr wäre übrigens auch ein Vergleich mit der Wildkatze sehr lehrreich, ebenso wie zwischen Hausschwein und Wildschwein.

Ich bin nicht etwa auf deduktivem Wege dazu gekommen, die Verfettung der serösen Drüsen der Erwachsenen-Foliata des Menschen festzustellen. Man sieht ja, dass es eigentlich recht nahe lag, auf ihre Anteilnahme an dem Prozesse des Rückgangs zu achten; ich bemerkte vielmehr im histologischen Präparate an Stellen Fettgewebe, wo ich es nicht gewohnt war, weder bei Tieren, noch bisher beim Menschen. Meine Breslauer Hafer-Ratten hatten, dank einer nicht zu behebenden Freigebigkeit der fütternden Diener gegen die allerliebsten Gefangenen, gewöhnlich so viel königlichen Hafer erhalten, dass die Fettdepots im Paranephrium, Mesenterium, Omentum etc. sehr angewachsen waren. Die serösen Drüsen der Zunge bargen aber dabei keine Fettzellen. Ebenso ging es mir bei der Untersuchung fetter Kaninchen.

Dass es sich nicht um pathologisch beeinflusste Fälle, um Individuen im Zustande der Obesitas, mit grossen submucösen Fettlagern handelt, muss hier bestimmt gesagt werden. Darauf weist schon obiger Befund an gemästeten Versuchstieren hin; aber es wurden auch unter dem Materiale, welches ich vom Menschen

untersuchte, die Zustände der allgemeinen Fettentwicklung beachtet, in dem Sinne, dass nicht nur sehr fette Individuen, sondern auch Leichen alter und auch marantischer Personen ausgeschaltet blieben. Wenn es sich nun nicht um einen Befund bei allgemeiner übermässiger Fettfülle handelt, wobei auch an Orten, wie in dem Bindegewebe zwischen den Herzmuskelfasern, die normalerweise kein Fett beherbergen, Fettablagerung auftritt, so bleibt keine Möglichkeit weiter, als diesen Befund, der auch beim erwachsenen Affen fehlt, mit dem Rückgang der Foliata und der geringeren Inanspruchnahme der serösen Drüsen hierselbst seitens des Organismus in Zusammenhang zu bringen. Das funktionell gleichgültige Gewebe Fett tritt an die Stelle des Drüsengewebes.

Damit ist bereits gesagt, wie wir die Umwandlung von Drüsenparenchym in Fettgewebe zu verstehen haben, nicht die Drüsenzelle wird zur Fettzelle, sondern wir haben eine Interposition von Fettgewebe. Das primäre ist der Drüsenschwund, das sekundäre die Lipomatose des Bindegewebes. Wie bei der Inaktivitätsatrophie der Muskulatur tritt hier eine Fettgewebswucherung an die Stelle der schwindenden Drüsen, mit dem Resultat: Fettgewebe statt Substanz des Parenchyms. Auch bei der sogenannten Pseudohypertrophie des Muskels wandelt sich das intermuskuläre Bindegewebe in Fettgewebe um, wobei zugleich die Muskelfasern selbst atrophieren (nach Ribbert, Path. Histologie). Am bekanntesten ist dieser Prozess beim Fettherz. Hier kommt es bekanntlich zum Ersatze eines Teiles des Herzmuskels durch Fettgewebe; Zustände, welche Virchow mit fettiger Degeneration bezeichnete. Wir nennen diese interstitielle Fettentwicklung, die Fettdurchwachsung indessen aber jetzt Fettinfiltration gegenüber der Fettmetamorphose der Elemente selbst oder fettiger Degeneration. Ich habe deshalb nie von Degeneration der v. Ebnerschen Drüsen, sondern von „Verfettung“ gesprochen.

Welches sind nun die lokalen Beziehungen des Fettgewebes zu den Eiweissdrüsen? Liegt das Fettgewebe vielleicht zwischen den Muskelfasern, kommt es auch den v. Ebnerschen Schleimdrüsen zu? Sehr deutlich sind die Bilder, in denen das Parenchym einer Eiweissdrüse an eine Schleimdrüse grenzt (vergl. Fig. 5 und 6) Die Schleimdrüse ist intakt, die Eiweissdrüse

entweder zum Teil verfettet oder wie durchlöchert, diffus mit Fettzellengruppen versehen. Am belehrendsten sind aber vielleicht jene Stellen, wo die Zipfel eines Drüsenläppchens aus Fettgewebe bestehen. Findet sich Fettgewebe ohne Zusammenhang mit serösen Drüsen, so kann es entweder im Schnitte getrennt sein und zur Peripherie einer solchen gehört haben, es können aber auch ganze Partien in Fettgewebe umgewandelt sein. Durchmustert man von hinten nach vorn einen Orientierungsschnitt, so kommt man in ein kurzes Gebiet, wo die Eiweissdrüsen eben beginnen und wo die Schleimdrüsen spärlicher werden. Hier liegen oft die Schleimdrüsen inmitten von Fettgewebe, selbst aber vollkommen intakt, dagegen finden sich nur geringe Reste von serösen Drüsen innerhalb von Fettgewebe (z. B. bei Dresden I).

Im allgemeinen kann man wohl sagen, dass das Vorkommen der Verfettung an den v. Ebnerschen Eiweissdrüsen sich auf den Grund der Foliata beschränkt. Gerade deshalb ist dies wohl nicht beachtet worden, denn die Vallatae des Menschen sind ungleich öfter Objekte der Untersuchung gewesen. Aber auch bei ihnen fand ich bisweilen die Verfettung in einigen Drüsen deutlich erkennbar. Meine Notizen berichten zweimal davon, obwohl der Zustand hier sehr viel weniger ausgebreitet war als an den Foliatae. Dass die Vallatae des Menschen auch hier und da bereits Zeichen des Rückganges darbieten, darüber wird sich wohl niemand wundern können. Wäre die Verfettung aber unter den Vallatae häufiger und erreichte sie überhaupt annähernd die Grade, wie unter den Foliatae, so wäre das wohl auch in den betreffenden Abbildungen der schönen Schafferschen Arbeiten zur Darstellung gelangt, was nicht der Fall ist.

Das Einrücken der Lymphknötchen. Darüber kann kein Zweifel bestehen, dass das Auftreten dieser für die Foliata durchaus ortsfremden Einrichtungen eine sehr beachtenswerte Komplikation darstellt. Wir sehen darin die Tendenz der lymphatischen Apparate des Isthmus faucium, weiter an Terrain zu gewinnen, sie rücken hier vor, wo durch mangelhafte Inanspruchnahme seitens des Sinnesorgans Terrain frei wird. Die Einlagerung geschieht aber schon, bevor der Grund und Boden gänzlich frei von Geschmacksknospen ist und so beschleunigt die Anlage dieser Zellbrutstätten den Rückgang der Foliata als Sinnesorgan, es findet eine erhebliche Beeinträchtigung der Geschmacksfunktion statt.

Das kann nur der leugnen, welcher 1. den Zustand des sensorischen, den Zellagen nach dünneren und an sich zarteren Epithels nicht gesehen hat, wenn ihm Lymphknötchen oder adenoides Gewebe anlagern und 2. andererseits nicht verfolgt hat, wie an den Gräben der Pap. vallata und an der Foliata des Orang eine Anlagerung der Knötchen gerade in der Art geschieht, dass beide Funktionen nebeneinander vonstatten gehen können. Früher habe ich die Leucocyten in den Knospen stets nur als etwas Sekundäres in ihrer Rolle als Totengräber betrachtet, die das zerfallene Material wegschaffen (vergl. meine Polemik in der Fungiformes-Arbeit, 1901, S. 238 ff.) und habe mich besonders gegen die Anschauung gewandt, dass die Leucocyten aktiv die Knospen zerstörten. Daran halte ich, was den physiologischen Ersatz der Knospen betrifft, heute noch fest; aber es gibt eben Stellen, wo ein Kampf zwischen beiden Funktionen tobt und wo die Knospen eliminiert werden. Das sind dann schon die Zeichen der Umwandlung des Organs; und wenn auch dies noch nicht immer, so doch Zeichen einer Inanspruchnahme des bestimmten Terrains seitens einer ortsfremden Funktion. Hier handelt es sich dann allerdings nicht mehr um jenes Zugrundegehen einzelner Knospen, deren Überreste Leucocyten fortschaffen, sondern um Stellen, an denen Emigration in grossem Maßstabe statt hat, unbekümmert, ob das Epithel Knospen enthält oder nicht. Es sind das aber nur jene Stellen, wo sich Lymphknötchen oder adenoides Gewebe unter dem Epithel angesiedelt haben.

Auch v. Ebner (Handbuch III, 1, S. 25/26) hat Wanderzellen in Knospen oft in grosser Zahl gesehen, namentlich wenn das subepitheliale Bindegewebe nahe am Grunde der Gräben[1]) eine adenoide Umwandlung erfahren hat. Ihm genügt die Deutung Hermanns, dass grosser Leucocytenreichtum der Knospen ein Zeichen der Degeneration sei (scilic. der Knospen!), nicht. Wie bereits v. Lenhossék betont hatte, könnten nicht alle Knospen, welche Leucocyten enthielten, in Degeneration begriffen sein; dazu seien die Bilder zu häufige.

Für diese Stellen namhafter Emigration, die ich früher nicht ins Auge fasste und die uns in dem Zusammenhang

[1]) Von mir gesperrt gedruckt.

meiner vorliegenden Arbeit am meisten interessieren, gilt also mit Recht die Deutung Hermanns, dass der Strom wandernder Zellen den Knospen zu stark wird, sodass sie atrophieren. Aber wie gesagt, findet das nur an Abschnitten des sensorischen Epithels statt, die keine Bedeutung mehr für das Schmecken besitzen.

An den Vallatis des Menschen (und Orang) finden wir noch nicht dies rücksichtslose Vordringen der Lymphknötchen. Sie finden sich hier stets am Grunde des Grabens und mit Vorliebe auf der Aussenseite (sog. Wallseite) am Grunde der Gräben, wie auch v. Ebner beschreibt. Dieselbe Schonung des knospenhaltigen Epithels sahen wir an der Foliata des Orang (cf. S. 390/91). Das an sich kleine Organ bei diesem Anthropoiden, über welches ich ausführlich berichtet habe, lässt die Kombination mit lymphatischen Apparaten dennoch zu. Es beweist uns dies, dass auch hier eine Tendenz der Follikel, an Terrain zu gewinnen [1]) vorliegt, indessen dabei bleibt das Geschmacksorgan, welches klein aber regelmässig gebaut ist, ganz auf der Höhe, lässt nichts von Störung oder Unordnung erkennen. Beide Aufgaben haben eine Lösung gefunden. Ebenso wie bei der Verfettung der serösen Drüsen nicht eine universelle Obesitas die Schuld trägt, so ist auch hier nicht etwa ein pathologischer Zustand im Spiele, bei welchem eine Vermehrung von Lymphknötchen statt hätte. In einem Falle konnte darauf hingewiesen werden, dass bei Typhus abdominalis gerade keine Lymphknötchen in der Foliata zu finden waren (Berlin 1127, S. 387), während bei einem Phthisiker (Berlin 1193, S. 388) und bei einem Mann von 28 Jahren, der anscheinend gesund war (gerichtsärztliche Sektion Breslau, 25. VII. 98), ebenso bei Oppels „Hingerichtetem" Lymphknötchen mit Keimzentren in der Foliata zu liegen kommen. Ebenso spricht für meine Deutung der Umstand, dass bei Kindern nie reichlichere Ansammlungen adenoiden Gewebes gefunden werden.

Wie wir der sorgfältigen Beobachtung Gmelins die Feststellung des Vorkommens von Lymphknötchen in der Foliata der

[1]) Da ich mich, was die Foliata des Orang betrifft, immer nur auf eine einzelne Untersuchung beziehe, so muss dahingestellt bleiben, inwiefern die Verhältnisse hier natürliche d. h. der Orangzunge überhaupt zukommende sind. Ein junges Exemplar, welches im gemässigten Klima in Gefangenschaft lebte, wird allem Anschein nach anders beschaffen sein, als seine Stammesbrüder in den Wäldern der „sonnigen Welten". Dennoch bleibt der Befund interessant genug.

Katze zu danken haben, so hat Oppel ein gelegentliches Vorkommen von Knötchen beim Menschen gefunden und vor allem: dieser Forscher hat exakt nachgewiesen, dass sie hier nicht ortszugehörig sind. Einen Zusammenhang mit dem Rückgange des Geschmacksorgans hat aber auch Oppel nicht einmal vermutet.

Nach meiner Darstellung nimmt also das Gewebe im Grunde der Foliata nicht nur teil an dem Rückgang, sondern es finden sich auch neue Einrichtungen, welche einen Schluss auf eine Umwandlung dieses Gebietes zulassen.

Betreffs des Auftretens von Fettgewebe in den Eiweissdrüsen, welches häufig bis zu gänzlicher Verfettung derselben, zu Fettklumpen am Orte und von der Grösse der Drüsen führte, wurde auf die Vorgänge bei der Atrophie der Muskulatur hingewiesen. Atrophieren am Herzen die wesentlichen Elemente, die Muskelfasern des Myocards, so werden sie durch Fettgewebe substituiert. Eine derartige „kompensatorische" Fettgewebsentwicklung tritt auch bei der Atrophie der Körpermuskulatur ein. Wenn hier Fettgewebe an die Stelle der atrophischen quergestreiften Muskelfasern tritt, so kann schliesslich Fett allein übrig bleiben, ohne dass sich etwa die Muskulatur irgendwo in ihren Elementen selbst in Fett umwandelt (Atrophia lipomatosa). Ebenso würden nach meiner Darstellung die v. Ebnerschen serösen Drüsen durch Fettgewebe ersetzt.

Der Vorgang erinnert auch an den allmählichen Ersatz der Thymus durch Fettgewebe, welches die Gestalt der Thymus bewahrt (Waldeyer), und an das Vorkommen von Fettgewebe in der Submucosa des rudimentären Wurmfortsatzes: (Zuckerkandl), welcher bereits im dritten Jahrzehnt des Menschen atrophiert.

Zugleich mit der Rückbildung des Geschmacksorgans geht die Umbildung in ein lymphatisches, tonsillenartiges Organ vor sich; zum mindesten konnten wir einen Anlauf dazu feststellen, welcher bereits an der früher untersuchten Orangzunge einen interessanten Ausdruck fand.

Schlussfolgerungen.

1. Auch an der menschlichen Zunge finden sich unter den vielen Varianten, in denen die Papilla foliata auftritt, noch solche („gute") Formen, welche im wesentlichen aus parallel angeordneten Gräben bestehen (Typus III).

2. Dieser vollkommenste Typus ist häufiger bei Säuglingen und kommt den Formen der Anthropoiden am nächsten.

3. Die kleinpapillären und zerschlissenen Formen (Papillenbeete, mehr oder weniger vollkommene Kammbildungen) sind gleich wie die zerteilten Vallatae (Rosettenform, Zwillingspapillen) unfertige Bildungen (Typus I und II).

4. Maßgebend für die Bedeutung als Geschmacksorgan (Gehalt an Knospen, Funktionshöhe) ist der Grad der Vollendung (Tiefe und Regelmässigkeit), mit der die Furchen eingeschnitten sind. Je stärker der gröbere Aufbau der Schleimhaut sich vom Grabentypus entfernt und je unklarer er wird, desto weniger reich sind die Knospenlager versehen.

5. Das Rudimentärwerden der Pap. foliata beim Menschen zeigt sich nicht bloss in der starken Variationsbreite (im Umfang und in der Gestalt des Schleimhautkomplexes) und in dem wechselnden und lückenhaften Gehalte an Knospen, sondern: *Erstens* gehen auch die v. Ebnerschen Eiweissdrüsen zurück (gegen Tuckermans Befund beim Schwein).

6. Die serösen Drüsen unter der Pap. foliata verfetten beim Menschen und man findet bereits vielfach Fettgewebe an Stelle der Drüsenläppchen. Lipomatose. (Fig. 5 und 6.)

7. Die Begrenzung des Organs nach vorn hin ist eine unbestimmte. Die tiefen Furchen liegen wie bei den Tieren hinten; der Rückgang des Organs beginnt am distalen (vorderen) Ende. Vom morphologischen Standpunkte aus müssen die knospenlosen, seichteren Furchen des vorderen Endes als zur Pap. foliata zugehörig gelten, selbst wenn hier mit dem Schwunde der Knospen auch die serösen Drüsen fehlen, — aufgegebenes Gebiet der Schmeckfunktion (gegen V. v. Ebner).

8. *Zweitens:* In der rückgängigen Pap. foliata finden Lymphknötchen, die ursprünglich dieser Gegend fremd sind (His, Oppel) Platz, doch konkurrieren sie bereits an den Vallatae-Gräben (Mensch, Orang) und auch die sehr vollkommene Foliata des Orang steht bereits mit im Dienste des Lymphapparates (Fig. 11).

9. Das Einrücken der Lymphknötchen und ihre Ausbreitung in der Foliata steht mit der „Degeneration" des Organs wohl im Zusammenhange, nicht aber folgt der Leucocytenstrom auf eine

Degeneration der Knospen. Die massenhafte Durchwanderung bezw. Zerstörung des Epithels erfolgt vielmehr ohne Rücksicht auf die Knospen und ihre Lebensverhältnisse.

10. Die Tonsilla lingualis (sog. Lymphfollikel, Balgdrüsen des Zungengrundes) greift in das Gebiet der Foliata über, wo demnach ein neues tonsillenartiges Organ unter Benutzung der Furchen im Entstehen begriffen ist (vergl. Fig. 4).

Literatur-Nachweise.

Ebner, Viktor von (1873): Die acinösen Drüsen der Zunge und ihre Beziehungen zu den Geschmacksorganen. Seite 50ff. Graz.

Derselbe (1899): Köllikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen, VI. Aufl., III, 1, Seite 19ff.

Schaffer, Joseph (1897/98): Beiträge zur Histologie menschlicher Organe, IV. Zunge. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Klasse, Bd. 106. Wien.

Oppel, Albert (1900): Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere, Teil III, Seite 404ff. Jena.

Stahr, Hermann (1901): Über die Papillae fungiformes der Kinderzunge und ihre Bedeutung als Geschmacksorgan. Zeitschrift (G. Schwalbe) für Morphologie und Anthropologie, Bd. IV, 2, Seite 199—260, Literatur. (4 Tafeln.) Stuttgart, Erwin Naegele.

Derselbe (1902): Über die Papilla foliata beim wilden und beim domestizierten Kaninchen. Anat. Anz., Bd. XXI, Seite 354/61; mit 3 Textfiguren.

Derselbe (1903): Über die Ausdehnung der Papilla foliata und die Frage einer einseitigen „kompensatorisch. Hypertrophie" im Bereiche des Geschmacksorgans. Archiv (Roux) für Entwicklungsmechanik, Bd. XVI, 2, Seite 179—199.

Derselbe (1903): Zur Actiologie epithelialer Geschwülste. I. Epithelperlen in den Zungenpapillen des Menschen. Zentralblatt für allg. Pathologie und patholog. Anatomie, Bd. XIV, 1.

Derselbe (1906): Über die Zungenpapillen des Breslauer Gorillaweibchens. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. XLI, Seite 618ff. (mit Textfiguren).

Derselbe (1906): Vergleichende Untersuchungen an den Geschmackspapillen der Orang-Utan-Zunge (mit 1 Tafel und Textfiguren). Zeitschrift (G. Schwalbe) für Morphologie und Anthropologie, Bd. IX, Seite 344—60.

Ajtai, von (1872): Ein Beitrag zur Kenntnis der Geschmacksorgane. Arch. f. mikr. Anat., Bd. VII.

Albin (1754): Annotationes acad. Lib. I. Leiden.

Giacomini, G. (1884): Annotations sur l'anatomie du nègre. Arch. ital de Biolog., T. VI, pag. 264 ff.

Gmelin (1892): Zur Morphologie der Papilla vallata und foliata. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XL.

Hönigschmied (1873): Beiträge zur mikroskopischen Anatomie. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XXIII.

Krause, Wilhelm (1870): Die Nervenendigungen in der Zunge des Menschen. Göttinger gelehrte Nachrichten.

Mayer, A. F. J. C. (1842): Über die Zunge als Geschmacksorgan (mit drei Steindrucktafeln und einem Nachtrag zur vergleichenden Anatomie der Zunge und ihrer Papillen).

Stricker (1871/72): Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere. Artikel von E. Klein, 2 Bde. Engelmann, Leipzig.

Tuckerman, F. (1888): The anatomy of the papilla foliata of human infant. Journal of Anat. and Physiol. (London), Vol. XXII, T. 18, pag. 499/51.

Derselbe (1888): Note on the papilla foliata and other taste-areas of the Pig. Seite 69.

Derselbe (1889): On the development of the taste-organs of Man. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXIII u. XXIV.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVI.

Fig. 1. Laterale Hälfte der linken Papilla foliata eines 32jährigen Mannes (Berlin, Path. Inst. 1127). Von den drei tiefen Einschnitten sind nur zwei im Schnitte getroffen. An der Schnittfläche sind die v. Ebnerschen Drüsen zu sehen. (Vergl. hiermit das histologische Präparat Fig. 7, Text der Arbeit S. 378 und 387) Typus III (vergl. Text S. 380).

Fig. 2 u. 3. Linke und rechte Pap. foliata eines Neugeborenen (Anatomie Breslau Nr. VII). An ihrer medianen Seite trägt die Zunge Papillen, aussen ist sie fast ganz glatt. Beiderseits hinten ein Papillenbeet, dann folgen weiter nach vorn etwa vier immer kürzer werdende Einschnitte. Typus I (vergl. Text S. 379).

Die Figuren 4—10 sind mit Zeiss, Objektiv A, Compens.-Okular 3 gezeichnet; ein grosser Teil der Einzelheiten, besonders das Bindegewebe wurde in den meisten Figuren nicht wiedergegeben, die Hauptzüge der Muskelfasern vielfach nur angedeutet, das Epithel und meist auch die Drüsen nur schattiert.

Fig. 4. Aus der Papilla foliata eines 28jährigen Mannes (Anatomie Breslau). Zwei tiefe Furchen mit lückenhaftem, wenig ausgedehntem Knospenbesatz, eine dritte weniger tiefe Furche mit dickem, geschichtetem Plattenepithel. Das Geschmacksknospen bergende Epithel ist viel weniger dick und färbt sich dunkel. In der hintersten Furche

(links im Bilde) haben wir nur rechts oben (××) sensorisches Epithel, links unten eine Knospe; weiter nach oben ist auf dieser Seite das Epithel durch die Emigration der Leucozyten sehr undeutlich. In der zweiten Furche liegen die Verhältnisse fast ebenso am rechten Abhang (××), links ist der Übergang ins sensorische Epithel (×) oben deutlich, doch weiterhin keine Begrenzung anzugeben. Bei den tiefen Furchen liegen von der hinteren Seite her grosse Lymphknötchen mit Keimzentren in ganzer Ausdehnung an; sie besitzen eine deutliche Faserhülle; ausserdem an mehreren Stellen adenoides Gewebe. In der Tiefe sind einige longitudinale und vertikale Muskelzüge angedeutet. Über und zwischen ihnen Eiweissdrüsen, von denen einige den ersten Beginn einer Verfettung zeigen (links, Mitte), während die (am weitesten rechts gelegene) unter der weniger tiefen, vordersten Furche total verfettet ist.

Fig. 5. Aus derselben Schnittserie, unterhalb der Foliata des 28jährigen Mannes. Eine etwas besser in den Details ausgezeichnete Skizze von einer Stelle, wo Schleimdrüse, Eiweissdrüse, transversale und longitudinale Muskulatur zusammenstossen. Nur die Eiweissdrüsenläppchen zeigen den ersten Beginn der Verfettung.

Fig. 6. Derselbe Prozess der Verfettung der Eiweissdrüsen, etwas weiter fortgeschritten bei einem 40jährigen Mann (Dresden I). Wie bei Fig. 5 genauer ausgeführt, und um ein geringes stärker vergrössert. Unten die Schleimdrüsen, dazwischen vertikale und transversale Muskelbündel, darüber in einer Schicht intakte Läppchen von serösen Drüsen und solche mit wenig und viel Fetteinlagerung bis zu vollständigem Schwunde des Drüsenparenchyms (rechts). Vergl. Text S. 386 u. 402 ff.

Fig. 7. Aus der Papilla foliata eines 32jährigen Mannes (Berlin, Path. Inst. 1127). Zwei Furchen mit Knospenbesatz. Eiweissdrüsen vielfach verfettet, einige sehr dicht am Epithel und innerhalb der „Blätter" gelegen; Bündel der Mm. verticalis und longitudinalis. Keine Lymphknötchen in der Schleimhaut, wohl aber vielfach Infiltration mit Wanderzellen. Rechts oben eine nekrotische Stelle. Vergl. Text S. 387.

Fig. 8. Aus der Papilla foliata eines 25jährigen Mannes (Berlin, Path. Inst. 1171). Die zwei hintersten Furchen sind auf beiden Seiten sehr regelmässig mit Knospen versehen. Die Eiweissdrüsen gut erhalten, fehlen weiter nach vorne (links im Bilde), wo der Bindegewebsstock der Kämme stärker und regelmässiger zerteilt ist (mechanische Beanspruchung).

Fig. 9. Aus der Papilla foliata eines 34jährigen Mannes (Berlin, Path. Inst. 1193). Sehr unregelmässige Bildung, papillenartige Kämme, keine Einschnitte. Die Knospen haltenden Strecken des Epithels grenzen sich meist sehr deutlich durch ihre dunklere Farbe und geringere Dicke gegen das übrige Epithel ab. Die Knospen liegen auch auf der freien Oberfläche. Vielfache Anlagerung adenoiden

Gewebes, starke Durchwanderung mit stellenweiser Zerstörung des Epithels. Ein Lymphknötchen im Schnitt getroffen mit deutlichem Keimzentrum; es fehlt eine Faserhülle. Vergl. Text S. 388 und 378. In anderen Schnitten verfettete Eiweissdrüsen, die hier gerade fehlen, innerhalb longitudinaler und vertikaler Muskelbündel.

Fig. 10. Gut ausgebildete Foliata, vom Typus III, eines sechs Monate alten Säuglings (Breslau, Pathol. Inst. VII). Vergl. S. 380 und 389 des Textes. Sehr reichlich mit Knospen besetzte Furchen, die an zwei Stellen auch über den Furchenrand hinaus auf die freie Oberfläche hin reichen. An einer Stelle adenoides Gewebe von geringer Ausdehnung. Umfangreiche Drüsenkörper zwischen vertikalen und longitudinalen Muskelfasern, die stellenweise sehr hoch hinaufreichen. Links oben ein Nerv im Längsschnitt.

Fig. 11. Schnitt durch vier Furchen der Orang-Foliata, zur Veranschaulichung des Leucocytenstroms, welcher die Knospenlager vermeidet. Die Lymphknötchen und Stränge lymphadenoiden Gewebes berühren lediglich die freie Oberfläche und liegen in der Mitte der einzelnen Leisten. Die sich senkenden (gefiederten) Pfeile bezeichnen die Angriffsrichtung und -stellen der schmeckbaren Substanzen, die aufstrebenden die Richtung der emigrierenden Zellen. (Halbschematisch nach meiner Figur 2 auf Tafel XIX, Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie, Bd. IX, 1906.) Vergl. auch Text S. 390/91 und 401 ff.

Beobachtungen über Entwicklung und Lagerung von Pigmentzellen bei Knochenfischembryonen.

Von

Prof. **L. Bolk** zu Amsterdam.

Hierzu Tafel XVII und 6 Textfiguren.

Auf dem Berliner Anatomenkongress wurde von mir in einer kurzen Mitteilung die Aufmerksamkeit auf die Tatsache gelenkt, dass bei mehreren Knochenfischen das erste Auftreten von Pigmentzellen in unmittelbarer Relation zur Segmentierung des Tieres steht. Die dort in kurzen Bemerkungen mitgeteilten Beobachtungen werde ich im folgenden Aufsatze ausführlicher darlegen und die so typisch segmentalen Beziehungen jener Zellen durch einige Abbildungen zeigen.

Es bestehen über die Pigmentation der Fischhaut eine Anzahl wichtiger Untersuchungen. Aber die Mehrzahl der Forscher stellten ihre Untersuchungen an mit dem Zweck, die Chemie der Pigmente und die Histologie der Pigmentzellen kennen zu lernen, um dadurch eine Einsicht in die allgemein bekannte Erscheinung des Farbenwechsels zu erlangen. Über die Distribution der Zellen bei ihrem ersten Auftreten liegen weniger Beobachtungen vor, und wenn die Forscher darauf besonders achteten, dann war es, um zu entscheiden, in welcher Schicht der Haut sie zum ersten Male auftreten, oder ob sie in irgendwelcher topographischen Beziehung zur Verästelung des Gefässsystems ständen. Letzteres mit Rücksicht auf die Frage nach der Herkunft der Pigmente, ob hämatogen oder autochthon. So weit mir bekannt, fehlt bis jetzt in der Literatur ein Hinweis auf die Beziehung der am ersten auftretenden Pigmentzellen zur Segmentierung des Körpers. Zwar war eine regelmässige Anordnung bekannt, aber man brachte sie in Beziehung zu den Blutgefässen.

Ich kann es unterlassen, hier auf den Inhalt der vielen Arbeiten, welche die Pigmentation der Fische zum Gegenstand haben, einzugehen, wer sich dafür interessiert, verweise ich auf das sehr vollständige kritische Sammelreferat von G. van Rynberk, erschienen im 5. Jahrgang der Ergebnisse der Physiologie, oder

auf das Referat von H. Rabl im 6. Band der Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

Es liegt auf der Hand, dass die Forscher, die sich mit diesem Thema beschäftigten, hauptsächlich die Chromatophoren der Haut studierten, einstweilen da sie hier am frühesten auftreten und weiter weil sie in ihrer flächenhaften Ausbreitung hier am leichtesten zu verfolgen sind. Hin und wieder finden sich dann Bemerkungen über die Pigmentation des Peritoneum der Fischembryonen, und werden verschiedene Ansichten geäussert, ob die Pigmentzellen hier auf der Stelle entstehen, oder von der Körperoberfläche einwandern. Fast gänzlich unberücksichtigt blieb dabei eine andere Gruppe von Chromatophoren, welche im tiefsten Inneren des Körpers entstehen, nämlich im Hämal- und im Neuralkanal. Eine Emigration der Zellen dieser beiden Gruppen von einer anderen Bildungsstätte her ist hier völlig ausgeschlossen. Dass diese Gruppen nicht in den Kreis der Untersuchungen einbezogen wurden, ist leicht begreiflich, es müssen besondere Methoden angewandt werden, um sie in ihrer Gesamtheit sichtbar zu machen, und diese Methoden machen das Objekt unbrauchbar für den Zweck, wozu die meisten Untersuchungen über die Pigmentbildung unternommen wurden. Doch waren es gerade diese Chromatophorengruppen, welche zum ersten Male meine Aufmerksamkeit auf das Phänomen lenkten, das unten eingehend beschrieben werden soll. Die Beobachtung dieser Phänomen war der reine Zufall, da ich die Objekte für ganz andere Zwecke benutzen wollte. Wenn ich doch Fischembryonen zum Studium der Skelettanlage durchsichtig gemacht hatte, fiel es mir auf, dass die erst angelegten Chromatophoren im Neural- und Hämalkanal in segmentaler Anordnung zur Anlage gelangen. Nachdem ich diese Beobachtung gemacht hatte, untersuchte ich auch die oberflächlichen Pigmentzellen in dieser Richtung und fand an mehreren Objekten auch für diese ein übereinstimmendes Verhalten.

Wenn man die erste Anordnung der tiefen Pigmentzellen kennen lernen will, empfiehlt es sich, mit ganz jungen Fischembryonen anzufangen, und diese zu behandeln, als wollte man die Skelettanlage mittelst der van Wyheschen Methode studieren. Durch diese Methode wird bekanntlich das Knorpelskelett blau gefärbt und das Objekt nachher in Xylol aufgehellt. Der Vorteil dieser Methode im Vergleich mit alleiniger Aufhellung liegt darin,

dass die topographische Beziehung der Pigmentzellen zum Skelett sofort sichtbar ist, wodurch man über die Lagerung jener Gebilde leicht orientiert wird. Für das Studium der Topographie der Chromatophoren in der Haut eignen sich am besten junge Fischembryonen, die längere Zeit in Alkohol aufbewahrt sind. Durch leichte Retraktion der Ligamenta intersegmentalia sind bei Lupenvergrösserung die Segmentgrenzen als feine Streifung auf der Oberfläche des Körpers zu sehen.

Ich fange meine Beschreibung an mit der Chromatophorenentwicklung bei Atherina. Die Art ist mir nicht bekannt, die Objekte waren von der Station zu Neapel herkömmlich. Die ersten Chromatophoren treten bei Atherina im Peritoneum auf und zwar im dorsalen Teil. Auch bei älteren Embryonen sind im dorsalen Teil die Pigmentzellen immer viel dichter zusammengedrängt, als an der ventralen Seite, wovon man sich an den Figuren 1, 2 und 3 auf Tafel XVII überzeugen kann. Eine Regelmässigkeit in der Anordnung der ersten Chromatophoren habe ich nicht konstatieren können und ist auch kaum zu erwarten. Doch ist es auffallend, dass man bei diesen Zellen deutlich zwei Verschiedenheiten wahrnehmen kann, eine Gruppe, immer die zellreichere, besteht aus kleinen Zellen, eine zweite wird von einigen wenigen, sich oftmals äusserst zierlich moosblattähnlich verästelnden grösseren Zellen gebildet. Letztere treten am ersten auf und sind mehr unmittelbar hinter dem Kopf und weiter nach hinten ventral gelagert. Ob beide Zellarten verschiedenartiges Pigment führen, muss ich unentschieden lassen, sonst könnte man daran denken, dass bei den Fischen ein ähnlicher Zustand besteht wie bei Salamanderlarven, wo Fischel im Peritoneum zwei Arten von Pigmentzellen auffand,[1]) eine mit hellen, andere mit dunklen Einschlüssen.

Dass Pigmentzellen bei Atherina im subserösen Mesenchymgewebe auftreten, noch ehe solche in der Subcutis erscheinen, verdient hervorgehoben zu werden, da die frühe Entstehung an dieser Stelle mit einer Behauptung Ehrmanns[2]) im Wider-

[1]) Fichel, A.: Über Beeinflussung und Entwicklung des Pigmentes. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 47.

[2]) Ehrmann, S.: Das melanotische Pigment und die pigmentbildenden Zellen des Menschen und der Wirbeltiere in ihrer Entwicklung, nebst Bemerkungen über Blutbildung und Haarwechsel. Biblioth. Medien, Abt. D. II, Heft 6.

spruch steht. Nach diesem Autor sollen die ersten Pigmentzellen unter dem Epithel des Kopfes am ersten auftreten und aus ihrer subepidermalen Bildungsstätte in die Tiefe wandern und in die serösen Häute gelangen. Für Atherina ist diese Vorstellung des Entwicklungsganges nicht richtig, die Pigmentzellen des Peritoneum sind hier gewiss autochthon entstanden, und nicht durch Einwanderung in diese Schicht gekommen. Auch bei Ringelnatterembryonen ist durch Zenneck ein mit dem bei Atherina übereinstimmender Zustand beobachtet worden. Auch hier finden sich die ersten Pigmentzellen an der Innenfläche der Bauchplatte und dieser Autor erachtet es am wahrscheinlichsten, dass sie von dieser Schicht aus, den Gefässen entlang ins subepidermale Gewebe gelangen. Eine Migration also in entgegengesetzter Richtung als der von Ehrmann beobachteten. Nun kann ich der Meinung von Zenneck[1]), dass die Pigmentzellen von der Tiefe nach der Oberfläche wandern, wenigstens für Atherina, nicht beipflichten. In allen Gruppen von Pigmentzellen, die unten beschrieben werden, sind die Elemente an Ort und Stelle gebildet. Zwar kommt bei Fischembryonen Wanderung und Anhäufung von Pigmentzellen während der Entwicklung vor, wie ich später für Lophiusembryonen zeigen werde, aber bei Atherina habe ich derartiges nicht wahrnehmen können.

Ungefähr gleichzeitig treten die Pigmentzellen im subepidermalen Gewebe des Kopfes und der beiden Laterallinien entlang auf. Ihre Erscheinung am Kopfe macht den Eindruck einer gewissen Regelmässigkeit. Zunächst entstehen drei grosse, sich moosblattartig verästelnde Zellen, welche ein Dreieck bilden. Zwei sind unmittelbar hinter den Augen gelagert, die dritte nach hinten in der Medianebene. Diese Zellen haben gleiches Aussehen als die grossen Zellen im Peritoneum. Bald jedoch treten mehrere auf, grössere und kleinere, und das regelmässige Bild wird rasch zerstört.

Längs den Laterallinien erscheinen die Pigmentzellen ungefähr gleichzeitig über die ganze Länge des Körpers, mit Ausnahme des Schwanzteiles, wo sie am ersten in der dorsalen Medianlinie sichtbar werden. Aus Fig. 1 auf Tafel XVII ist die Anordnung der Chromatophoren bei einem sehr jungen Embryo

[1]) Zenneck, I.: Die Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursachen bei Ringelnatterembryonen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 55.

in diesem Stadium ersichtlich. Die knorpelige Anlage des Skeletts ist noch beschränkt auf das Kopfskelett (nur in dessen hinterem Teil angedeutet) und auf das Skelett der Brustflossen. Merkwürdig ist jedoch, dass auch das Skelett der Schwanzflosse schon in Knorpelbildung begriffen ist, während von einer knorpeligen Anlage der Wirbelsäule noch nichts zu sehen ist. Man ist doch so daran gewöhnt, die morphologische Differenzierung und Entwicklung des Vertebratenkörpers sich entfalten zu sehen in eine kranio-kaudale Richtung, dass eine Erscheinung, welche dieser Regel nicht folgt, sofort auffällt. Bei Atherina geht bei der histologischen Differenzierung des Körperskelettes der Schwanzteil voran. Die hohe funktionelle Bedeutung dieses Körperteils, schon bei den sehr jungen Tierchen als Propulsionsorgan, ist wohl als die Ursache dieser Erscheinung anzusehen. Auch bei anderen Fischembryonen ist gleiches wahrzunehmen. So besitzen z. B. die Flossen von Embryonen von Hippocampus schon ein gut ausgebildetes Knorpelskelett, während am Achsenskelett noch nichts von einer knorpeligen Anlage zu sehen ist. Das Aufhellen von Embryonen nach vorangegangener Färbung des Skelettes erweist sich auch in dieser Richtung als eine sehr lehrsame Methode.

Die Regelmässigkeit in der Anlage der Chromotophoren der Laterallinien ist aus Fig. 1 auf Taf. XVII sofort ersichtlich, von einer Beziehung zur Segmentierung des Körpers ist jedoch noch nichts zu sehen, weil im Achsenskelett die Knorpelbildung noch fehlt. An der in der Figur nach unten gekehrten hinteren Seite des Körpers zählt man fünfzehn Pigmentzellen in der Seitenlinie. Mit den ersten sechs stimmen in ziemlich symmetrischer Lage eine gleiche Anzahl an der anderen Seite überein, von der siebenten war die anderseitige noch nicht angelegt. Für jede der acht folgenden ist dagegen die anderseitige wieder da. Nur liegen diese, wohl infolge der Krümmung des Tierchens, mit Ausnahme der zwei letzten, nicht so symmetrisch hinsichtlich einander als die vorderen Paare. Im Schwanzteil folgen jetzt noch die fünf erst aufgetretenen Pigmentzellen der dorsalen Medianlinie und eine dem dorsalen Rand der Schwanzflosse entsprechende Pigmentlinie. Auch die Pigmentierung der letztgenannten Linie fängt somit am Schwanzende an, und auch in dieser Beziehung ist die histogenetische Differenzierung am Körperende weiter fortgeschritten als am Kopfende.

Ein Entwicklungsstadium, worin die Chromatophorenlinien auf der Oberfläche des Körpers fast vollständig ausgebildet sind, und ausserdem dazu noch eine im Innern des Körpers zur Anlage gelangt ist, wird in Fig. 2, Tafel XVII dargestellt. Vom Körperskelett erkennt man jetzt die knorpeligen Anlagen der Neurapophysen und der Hämapophysen, sowie das Skelett der Schwanzflossen, dessen Zusammensetzung aus einer Anzahl — sieben und acht — untere Bogen deutlich zu sehen ist, und das Skelett der Flossen. Im ganzen sind fünf Chromatophorenlinien in der Abbildung zu sehen. Fangen wir mit der Betrachtung der meist dorsalen an, die ich als die dorsale Chromatophorenlinie unterscheiden möchte. Schon im jüngsten Stadium waren die ersten Pigmentzellen dieser Linie zu sehen, nämlich jene unmittelbar vor dem Schwanze und auf dem dorsalen Schwanzrand gelagerten. In diesem älteren Embryo kann man an der Linie vier Strecken unterscheiden, jene auf dem Dorsalrande der Schwanzflosse, jene zwischen Schwanz und Rückenflosse, jene der Rückenflosse, und jene zwischen Kopf und Rückenflosse. Die erstgenannte ist kurz aber nicht ohne Bedeutung. Atherina besitzt, wie an den Figuren auf Tafel XVII deutlich erkennbar, einen heterocerken Schwanz, der letzte, dorsal vom Achsenskelett gelagerte Teil ist rudimentär geworden, die Neuralbogen und deren Dornfortsatz kommen hier nicht mehr zur Anlage. Von der Reduktion des Körperabschnittes legt nun der hinterste Teil der dorsalen Chromatophorenlinie noch Zeugnis ab. Denn die Pigmentzellen bilden hier von Anfang an eine ununterbrochene Linie, woran jedoch bei mässiger Vergrösserung leicht die Zusammensetzung aus mehreren Zellen zu konstatieren ist. Diese Erscheinung ist, wie ich sagte, nicht ohne Bedeutung, denn sie weist darauf hin, dass die Reduktion des dorsalen Teiles des Segmentes an dieser Stelle die segmentale Anlage der Chromatophoren noch nicht ganz verwischt hat. Die Pigmentzellen müssen hier, weil der Dorsalteil des Segmentes sozusagen zusammengedrängt wird, sich unmittelbar aneinander legen. Auf der anderen Seite beweist dieser scheinbar so bedeutungslose Pigmentstreifen, dass in der ersten Anlage der Chromatophoren etwas Gesetzmässiges zutage tritt. Und das erhöht gewiss den morphologischen Wert dieser Elemente.

Im zweiten — sich von der Schwanzflosse bis zur Rücken-

flosse erstreckenden Abschnitt — der dorsalen Chromatophorenlinie besteht eine fast ungestörte segmentale Anordnung der Pigmentzellen. Die Abgrenzung der Segmente ist durch den blau gefärbten dorsalen Bogen mit ihren Dornfortsätzen am durchscheinend gemachten Objekt schön zu sehen. Und aus der Figur ist es ersichtlich, dass nun ziemlich regelmässig eine Pigmentzelle mit dem Spatium zwischen zwei Neurapophysen korrespondiert. Am dritten Abschnitt ist jedoch die Anordnung ganz unregelmässig geworden. Im Bereich der Rückenflosse verdoppelt sich die dorsale Chromatophorenlinie und geht beiderseitig der Flossenbasis entlang. Von einer Beziehung zur Segmentierung dieses Körperabschnittes ist jedoch nichts zu bemerken, die Zahl der Chromatophoren ist viel geringer als jene der Segmente, worüber die Rückenflosse sich erstreckt. Die Möglichkeit ist nicht auszuschliessen, dass an älteren Entwicklungsstadien von Atherina, die mir leider nicht zur Verfügung standen, die noch fehlenden auftreten. Aufschluss darüber konnte ich jedoch an meinem Material nicht gewinnen.

Auch der vierte Abschnitt, von der Rückenflosse bis zum Kopfe sich erstreckend, erweckt nicht sofort den Eindruck einer Beziehung zwischen den ersten Chromatophoren und der Segmentierung des Körpers. Die Ursache davon ist, dass die Zellen in dieser Strecke nicht gleichzeitig auftreten und wenn einmal differenziert, sehr schnell wachsen. Das geht schon daraus hervor, dass, während die Zellen in diesem Abschnitt der Chromatophorenlinie jünger sind als jene am Schwanzende des Körpers, sie doch schon ansehnlich grösser sind.

Dass auch der Anlage dieser Zellen ein metamerer Charakter nicht abzusprechen ist, geht aus der Fig. 3 auf Taf. XVII hervor. In dieser Figur ist ein Teil einer Längscoupe dargestellt von einem Embryo von etwa gleicher Länge als in Fig. 2 abgebildet. Er stellt die unmittelbar hinter dem Kopf liegende Strecke vor. Die Chorda ist sofort zu erkennen, dorsal davon die Medulla spinalis, deren ventraler Teil überwiegend aus Fasern, und deren dorsaler Teil noch fast ausschliesslich aus Zellen aufgebaut ist. Von den im Neuralkanal liegenden Chromatophoren wird später die Rede sein. Vorläufig interessieren uns nur die Chromatophoren der dorsalen Linie. Es sind davon in der genannten Figur im ganzen acht zu sehen. Und wenn man die Topographie dieser Zellen hinsichtlich der

Septa intersegmentalia betrachtet, dann muss man doch zur Ansicht gelangen, dass ihre Lagerung nicht eine willkürliche ist. Denn wiewohl die Pigmentzellen schon gross sind und reichlich verästelt, dehnt sich doch keine einzige über zwei Segmente aus, und es gibt kein Segment, worin zwei derartige Zellen sich erstrecken. Dass die Pigmentzellen nicht über die Grenzen eines Segmentes hinaus wachsen, kann eine mechanische Ursache haben. Die Septa intersegmentalia heften sich an der Innenfläche der Haut fest an, ihr mehr straffes Gewebe stellt somit ein Hindernis den im Corium liegenden Chromatophoren dar, diese können sich also in der Fläche nicht weiter ausbreiten als zwischen zwei Septa. Aber wie einige Zellen in Fig. 3 schon zeigen, erstrecken sie sich über den ganzen verfügbaren Raum. Wir werden später eine Form kennen lernen, wo solches nicht der Fall ist, und wo die Pigmentzellen eine bestimmte Lage hinsichtlich der Septa intersegmentalia einnehmen.

Kehren wir jetzt zur weiteren Betrachtung der Fig. 2 zurück. Ventral von der dorsalen Chromatophorenlinie ist eine zweite sichtbar, die sich vom Kopfe bis nahe am Schwanze ausdehnt. Die Pigmentzellen dieser Linie sind dorsal vom Rückenmark im Neuralkanal der Wirbelsäule gelagert, weshalb ich diese Linie als die neurale Chromatophorenlinie bezeichnen möchte. Sofort springt an dieser Linie die ganz regelmässige Anordnung der Pigmentzellen ins Auge. Mit nur wenigen Ausnahmen findet sich in jedem Raum zwischen zwei dorsalen Bogen der Wirbelsäule eine Pigmentzelle. Und an den Stellen wo dieselbe fehlt, ist die Pigmentierung der bezüglichen Zelle offenbar noch nicht eingetreten. Diese Auffassung findet Berechtigung in der Tatsache, dass die verschiedenen Zellen dieser Linie ungleich gross scheinen, die kleineren sind jene, worin die Pigmentablagerung eben angefangen hat. Dass diese Pigmentlinie einen strengen metameren Aufbau besitzt, ist wohl nicht zu bezweifeln. Und diese Erscheinung ist gewiss höchst merkwürdig. Denn diese Chromatophoren differenzieren sich im Mesenchym, das den Neuralkanal nach Abzug des Rückenmarkes ausfüllt, und woraus sich die Hülle des Rückenmarkes entwickeln soll. Diese Topographie ist ersichtlich aus den Figuren 3 und 4 auf Taf. XVII. Die erstgenannte Figur ist oben schon näher beschrieben worden, die Fig. 4 stellt den Teil eines sagittalen Schnittes dar, durch einen

etwas älteren Embryo wie in Fig. 3 abgebildet. Es ist ein Abschnitt durch den mittleren Teil des Körpers, im Gebiete der dorsalen und ventralen Flosse. Die Schnittrichtung verlief ein wenig schräg, sodass vom Rückenmark nur ein Teil in diesem Schnitt getroffen wurde. Die segmentale Anordnung der Zellen in der neuralen Chromatophorenlinie, die in Fig. 2 so deutlich zutage tritt, wird durch die Fig. 3 und 4 bestätigt. Die Zellen sind im allgemeinen in der Mitte zwischen zwei Neuralbogen gelagert. Wenn man bedenkt, dass diese Pigmentzellen sich differenzieren in einer Gewebslage, worin sonst jede morphologische Andeutung einer Metamerie fehlt, dann erlangt diese Manifestation einer Segmentierung gewiss hohe Bedeutung. Denn zunächst weist sie uns darauf hin, dass das Prinzip der Metamerie auch dort obwalten kann, wo morphologisch nichts davon zu sehen ist, man könnte in diesem Falle fast von einer zellulären Metamerie sprechen. In jedem Segment kommt an einer gewissen Stelle eine einzige Zelle von bestimmter Bedeutung zur Anlage. Aber damit ist zugleich gesagt, dass die Anlage der ersten Chromatophoren, die Stelle wo sie auftreten, nicht eine willkürliche ist, und dass dadurch die physiologische Bedeutung dieser Zellen nicht unerheblich steigt. Man könnte geneigt sein, diese erste Chromatophoren als einzellige segmentale Organe zu betrachten, oder die ganze Linie als ein einziges Organ mit metamerem Baue. Ich nähere mit dieser Definition mir die Auffassung jener Autoren, welche den Chromatophoren eine gewisse nervöse Bedeutung zuerkennen. Man findet wohl in der Literatur die Ansicht ausgesprochen, dass die Entwicklung der Chromatophoren von der Einwirkung des Lichtes abhängig sei. Das Licht sollte den die Pigmententwicklung bedingenden Reiz darstellen. Diese Auffassung kann nicht für die im innersten Innern des Körpers liegenden und sich entwickelnden Zellen der neuralen Chromatophorenlinie Geltung haben. Denn nachdrücklich möchte ich betonen, dass jede Migration dieser Zellen von der Peripherie in die Tiefe auszuschliessen ist, die Elemente der neuralen Chromatophorenlinie entstehen an Ort und Stelle, sind autochthon und nicht eingewandert. Wie jene der dorsalen Linie erscheinen sie zunächst als kleine runde Pünktchen, die bald wachsen und eine mehr unregelmässige Gestalt erlangen. Schöne Verästelungen wie bei den peripher liegenden Zellen sah ich nicht, die Ausläufer sind

kurz und breit. Gegen die Meinung, dass die segmentale Anordnung der Pigmentzellen eine primäre Erscheinung sei, in der Natur der Entwicklung des „chromatophoren Systemes" selbst gelegen, könnte man ins Feld führen, dass diese Erscheinung eine sekundäre sei, die Folge davon, dass die Chromatophoren in unmittelbarem Anschluss an die Gefässe entstehen, und dass die Metamerie des Chromatophorensystemes durch die Metamerie des Gefässsystemes bedingt sei. Zunächst möchte ich dagegen bemerken, dass die Chromatophoren gar nicht immer dem Gefässverlauf folgen, und wie z. B. Prowazek[1]) gezeigt hat, nicht in kausalem Zusammenhang mit den Gefässen stehen und sich sekundär denselben anlegen können. Aber die Anordnung der Zellen in der hämalen Chromatophorenlinie, die wir unten beschreiben werden, macht auch eine derartige Abhängigkeit nicht wahrscheinlich.

Auf die neurale Chromatophorenlinie folgen in Fig. 2 die lateralen Chromatophorenlinien, beide sind infolge der Durchsichtigkeit des Objektes zu sehen. Die Zellen dieser Linie sind mehr stäbchenförmig in die Länge gezogen und bekommen nicht die moosblattähnliche Gestalt wie jene der dorsalen Chromatophorenlinie. Das war nicht nur bei Atherinen der Fall, sondern auch bei den Embryonen der anderen Fischarten, die ich untersuchte. Eine Beziehung dieser Zellen zur Segmentierung, in jenem Sinne, dass in jedem Segment eine Zelle zur Anlage gelangt, konnte ich wenigstens bei Atherina nicht feststellen. Untersuchung von Serienschnitten führt hier sogar zur Annahme einer Unabhängigkeit. Denn in den Laterallinien von Atherina respektieren die Pigmentzellen die Grenzen der Segmente nicht. Sie wachsen bald in die Länge aus und strecken sich dabei oft über zwei Segmente aus. Wir werden später jedoch ein Beispiel einer vollständigen Metamerie auch dieser Pigmentlinien anführen. Doch ist die Anordnung der Chromatophoren auch in den Laterallinien von Atherina nicht regellos. Bei der Beschreibung des jüngsten, in Fig. 1 abgebildeten Objektes wies ich darauf hin, dass die Zellen in beiden Linien gleich zahlreich sein würden, wenn in der in der Figur nach oben gekehrten Seite, an der Stelle, wo sich ein Hiat findet, die hier offenbar noch fehlende, das heisst

[1]) Prowazek, S.: Beitrag zur Pigmentfrage. Zool. Anz., Bd. 23, S. 477.

noch nicht pigmentierte Zelle auch schon gefärbt wäre. Mit anderen Worten, die Chromatophoren der Laterallinien sind gepaarte Zellen, beiderseits kommen sie in gleicher Anzahl vor. Das in Fig. 2 wiedergegebene Verhalten bestätigt im allgemeinen diese Auffassung. Das Objekt ist nicht gerade von der Seite gesehen gezeichnet, sondern ein wenig schräg von unten. Dadurch scheinen die beiden Laterallinien etwas gegeneinander verschoben. Von der ersten Zelle der mehr dorsal gezeichneten Linie ist die übereinstimmende in der zweiten Linie nicht zu sehen infolge der starken Pigmentierung des Peritoneum. Dann folgen vier Zellen, die deutlich gepaart sind, die zwei Zellen jedes Paares sind nur wenig gegeneinander verschoben. Hierauf folgen drei Paare, die hinsichtlich der Zellen der unteren Linie ein wenig kaudal gerückt erscheinen, von hierauf folgenden Paaren liegen die beiden Zellen wieder in einem gleichen Niveau. Hieran schliesst sich in der unteren Linie eine kurze Zelle, deren Pendant in der oberen Linie (noch) fehlt. Hierauf folgen wieder fünf gepaarte Chromatophoren, die in der unteren Linie durch eine grosse Zelle gefolgt werden, der in der oberen Linie zwei kleine entsprechen. Schliesslich folgen noch drei gepaarte Zellen. Es ist wohl nicht zweifelhaft, dass somit auch der Zusammensetzung der lateralen Chromatophorenlinien eine bestimmte Gesetzmässigkeit zu Grunde liegt, welche jedoch nicht durch die Segmentierung des Körpers bedingt wird. Es liegt nahe, hier an eine Beziehung zu den Organen der Seitenlinie zu denken.

Die letzte, beim in Fig. 2 abgebildeten Objekt entwickelte Chromatophorenlinie streckt sich der ventralen Medianlinie des Körpers entlang aus und kann als ventrale unterschieden werden. Dieselbe ist aus einer Anzahl Pigmentzellen zusammengesetzt, die von sehr wechselnder Grösse sind. Eine Beziehung zur Metamerie des Körpers ist in der Anordnung dieser Elemente nicht zu konstatieren. Im Bereich der Flosse verdoppelt sich auch diese Linie. Im allgemeinen ist die ventrale Chromatophorenlinie ärmer an Pigmentzellen als die dorsale, in Übereinstimmung mit der Tatsache, dass wohl fast allgemein die Rückenseite der Fische reichhaltiger pigmentiert ist als die Bauchfläche.

In Fig. 5 ist ein Embryo von Atherina abgebildet, worin die Pigmententwicklung etwas weiter fortgeschritten ist wie bei jenem in Fig. 2. Er gehört zu den ältesten mir zur Verfügung

stehenden. Im Peritoneum treffen wir eine Verbreitung der Pigmentzellen an, die mit jener in Fig. 2 übereinstimmt. Von den uns bei dem vorangehenden Objekt bekannt gewordenen Chromatophorenlinien sei folgendes bemerkt. Die dorsale Linie zeigt wieder den Pigmentstreifen am Schwanzflossenrande, die übrigen Zellen sind vergrössert, besonders an der vorderen Hälfte des Körpers haben schon mehrere ihre zierliche verästelte Gestalt bekommen. Im ganzen zählte bei diesem Objekt die dorsale Linie weniger Pigmentzellen als beim vorangehenden. Der metamere Charakter dieser Linie ist auch bei diesem Objekt ohne weiteres klar. Die lateralen Chromatophorenlinien lassen auch hier auf eine gepaarte Anlage ihrer Elemente schliessen, die ventrale Chromatophorenlinie zeigt eine unregelmässige Zusammensetzung wie beim vorigen Objekt. In der vorderen Hälfte des Körpers fangen die Zellen schon an, miteinander in Berührung zu treten, die Linie ist hier über eine kurze Strecke schon eine kontinuierliche.

Am meisten interessiert uns jedoch die Tatsache, dass eine neue Chromatophorenlinie hinzugetreten ist. Dieselbe ist in der Figur in kurzer Entfernung von der unteren der beiden lateralen Linien sichtbar. An welcher Stelle am Körper sich diese Zellen entwickeln, lehrt uns der in Fig. 4 abgebildete Teil eines Längsschnittes. Diese Chromatophoren bilden sich im Hämalkanal der Wirbelsäule aus, weshalb ich diese Linie als die hämale Chromatophorenlinie unterscheiden möchte. Wie aus Fig. 4 hervorgeht, liegen diese Zellen, ebenso wie jene der neuralen Linie, dorsal im Kanal, unmittelbar der Chordascheide an.

Was nun die Zusammensetzung der hämalen Chromatophorenlinie betrifft, so lässt Fig. 5 eine Metamerie auch dieser Linie deutlich zu Tage treten. Die Hämalbogen sind nicht weiter kopfwärts angelegt, als bis eine kurze Strecke vor dem Vorderrand der ventralen Flosse, die hämale Linie setzt sich jedoch weiter kopfwärts fort. An dieser meist vorderen Strecke ist eine Metamerie schwerlich abzulesen wegen Mangel an Skelettanlage. Doch weiter nach hinten, wo die Hämalbogen verknorpelt sind, liegt zwischen je zwei dieser Bogen eine Pigmentzelle mit nur ein paar Unterbrechungen. Man darf annehmen, dass an diesen Unterbrechungen die Pigmentanhäufung in der bezüglichen Zelle

noch nicht angefangen hat. Im Schwanzende des Objektes fehlt diese Linie noch gänzlich.

Die segmentale Anordnung der Chromatophoren dieser Linie geht auch aufs schönste aus Fig. 4 hervor. Da, wie schon gesagt, der hierin abgebildete Schnitt ein wenig schräg verlief, ist nur ein Teil des Hämalkanals getroffen. In der Mitte der Figur geben die knorpelig differenzierten Hämalbogen die Grenzen der Segmente an, weiter nach hinten werden dieselben durch die Septa intersegmentalia [1]) angegeben. Es ist nun nicht zweifelhaft, dass die zwölf auf diesem Schnitt getroffenen Chromatophoren (wovon eine — die sechste — worin die Pigmentanhäufung gerade eingesetzt hat) den ventral von ihnen abgegrenzten Segmenten entsprechen.

Ich bedaure, dass mir keine weiteren Entwicklungsstadien des Chromatophorensystemes von Atherina zur Verfügung standen. Ich bezweifle jedoch, ob nach der hämalen noch weitere Chromatophorenlinien entstehen. Die Pigmentierung der Haut muss bei weiterem Wachstum natürlich vollständiger werden und hier werden gewiss neue Chromatophoren hinzutreten. Aber davon, dass bei Atherina noch eine Vermehrung der Zellen in der lateralen Linie stattfinden wird, bin ich nicht überzeugt. Wenn, wie ich vermute, die Zahl und Anordnung dieser Zellen mit den Hautsinnesorganen der Laterallinie in Beziehung steht, dann kommt es mir am wahrscheinlichsten vor, dass die Zellen sich vergrössern werden und eine geschlossene Linie bilden. Gleicher Ansicht bin ich bezüglich der neuralen und hämalen Chromatophorenlinie. Es lässt sich sehr gut denken, dass die streng metamere Struktur dieser beiden Linien bei weiterem Wachstum beibehalten wird, und dass die vollständige Pigmentierung der beiden Kanäle durch Vergrösserung der einmal in gleicher Anzahl als die Segmente angelegten Zellen zustande kommt. Das sind jedoch nur Vermutungen. Aber wie das auch sein mag, soviel geht zweifelsohne aus der ersten Anlage der Chromatophoren bei Atherina hervor, dass die Chromatophoren Zellen sind, deren Anlagestelle in Abhängigkeit vom allgemeinen Bauprinzip des Wirbeltierkörpers — die Segmentierung — steht. Dadurch wird die morphologische Bedeutung, und nicht weniger ihre physiologische, gewiss gehoben.

[1]) Ich bevorzuge diese Bezeichnungsweise gegenüber der mehr geläufigen Benennung Septa intermuscularia.

Ich stelle mich bezüglich der Natur der Chromatophoren denn auch unbedingt auf die Seite jener Autoren, die für die Zellennatur dieser Elemente eintreten und dieselben als Gebilde sui generis, mesodermalen Ursprungs auffassen.[1]) Ich glaube denn auch die Meinung jener Autoren, welche die Chromatophoren als Leukocyten oder sogar Ausgüsse interzellulärer Räume deuten, nicht richtig. Die strenge Anordnung der Zellen in den Chromatophorenlinien spricht auch für die Auffassung von Lubarsch,[2]) dass die Pigmentzellen aus unpigmentierten Vorstufen entstehen.

Die Untersuchung der ersten Pigmentierungsstufen bei Atherina hat zum Ergebnis geführt, dass die im Innern des Körpers entstehenden Chromatophorenlinien einen streng metameren Bau aufweisen, bei den im cutanen Gewebe zur Anlage gelangenden Linien war solches nur zum Teil der Fall. Dass es Formen gibt, bei denen auch die cutanen Pigmentierungslinien eine solche Zusammensetzung besitzen, beweist z. B. der in Fig. 6 abgebildete Embryo von Alburnus lucidus. Es sind hier nur zwei dieser Chromatophorenlinien anwesend, nämlich die laterale und die dorsale, es fehlt eine ventrale. Betrachten wir zunächst die laterale Linie. Bei Atherina war dieselbe dadurch gekennzeichnet, dass ihre Zusammensetzung in keiner Beziehung zur Segmentierung des Körpers stand, es waren weniger Chromatophoren als Segmente. Doch war der Aufbau nicht ein gesetzloser, wie aus der bilateralen Symmetrie in der Lagerung der Pigmentzellen hervorging. Bei Alburnus lucidus begegnen wir einem ganz anderen Zustand. Wie die Fig. 6 aufs deutlichste ersehen lässt, besitzt die laterale Chromatophorenlinie bei dieser Spezies eine streng metamere Zusammensetzung, in jedem Segment, das diese Linie durchstreift, ist eine Pigmentzelle angelegt. Später fliessen diese Zellen zu einer ununterbrochenen Linie zusammen und wird ihr Bauprinzip unkenntlich.

Nicht weniger regelmässig ist die dorsale Chromatophorenlinie dieser Tierchen. Doch ist diese nicht so einfach gebaut als bei Atherina. Auf dem Kopf, oberhalb des Gehirnes, wird ein dreieckiges, scharf umrandetes Feld schon sehr früh pigmentiert. Vom Hinterrande dieses Bezirkes geht die dorsale Pigmentlinie

[1]) Ehrmann und Oppenheim: Über Melanoblasten. Arch. f. Dermatol. und Syphil., Bd. 65, Heft 3.

[2]) Lubarsch, O.: Zur Frage der Pigmentbildung. Anat. Anz., Bd. 13.

aus, die bis zum kranialen Rande der Rückenflosse in die Medianlinie des Körpers verläuft. In dieser Strecke sind die Zellen in diesem Stadium der Entwicklung stäbchenförmig und ein streng metamerer Aufbau besteht nicht. Schon etwa sieben oder acht Segmente vor dem Vorderrand der Rückenflosse tritt eine neue Chromatophorenlinie auf, die sich bis zum Schwanze fortsetzt. Diese Linie ist paarig, so dass eine kurze Strecke vor der Rückenflosse drei Linien bestehen: eine mediane, welche am Kopfe anfängt und am Vorderrande der Bauchflosse stockt, und zwei symmetrisch neben die Medianlinie gelagerte, welche die Flossenbasis zwischen sich fassen. Diese paarige Dorsallinie besteht aus mehr runden Zellen, die jedoch schon in diesem Stadium stark verästelt sind. Doch sind die Äste noch kurz. Die Zusammensetzung dieser dorsalen Chromatophorenlinien ist eine streng metamere und daraus, dass die vorderen Zellen deutlich grösser sind als die hinteren, ist schon zu schliessen, dass sie sich in kranio-kaudaler Richtung entwickelt haben. Über die topographische Beziehung der Zellen zu den Segmentgrenzen orientiert Fig. 7. In dieser Figur ist ein Teil eines Längsschnittes abgebildet, der eine der beiden dorsalen Linien traf. Es ist die Strecke unmittelbar hinter der Rückenflosse, deren Basis von diesem Schnitt ebenfalls schon getroffen war und am linken Ende der Figur sichtbar ist. Wie man sieht, sind die Zellen sehr reichlich verästelt und lagern alle ungefähr in der Mitte zwischen zwei Septa intersegmentalia. Die Länge dieses Embryo war 10 mm, wie jene des in Fig. 6 abgebildeten Objektes.

Wir sehen somit, dass Alburnus lucidus darin mit Atherina übereinstimmt, dass die dorsale Chromatophorenlinie, soweit sie sich zwischen Kopf und Rückenflosse erstreckt, keine deutliche Beziehung zur Körpersegmentierung aufweist, dass jedoch die übrige Strecke dieser Linie bei Alburnus noch deutlicher und vollständiger als bei Atherina eine metamere Zusammensetzung aufweist, und dass sogar die laterale Linie bei Alburnus die Metamerie in ungestörter Weise besitzt. Es kommt mir am wahrscheinlichsten vor, dass letzteres den mehr primitiveren Zustand darstellt, und dass überall da, wo die Metamerie nicht mehr rein erhalten ist, sekundäre Zustände vorliegen, indem die Anlage von gewissen Zellen infolge raschen Wachstums der benachbarten unterdrückt wird.

Bis jetzt haben wir zwei Formen kennen gelernt, bei denen die Pigmententwicklung eben angefangen war, und das Chromatophorensystem in seiner einfachsten Gestalt sich hervortat. Wir werden jetzt zwei Formen betrachten, bei denen die Pigmentierung des Körpers mehr fortgeschritten war. Ich wähle dazu Box Boops und Belone vulgaris.

Vom ersten ist in Fig. 8 ein junges Tierchen von 2 cm Körperlänge abgebildet. Es fällt der starke Gegensatz in der Pigmentierung der Rücken- und Bauchseite sofort auf. Letztere zeigt nur einige vereinzelte sternförmige Chromatophoren und eine etwas mehr geschlossene Pigmentlinie zur Seite der Flosseninsertion. Diese ist als die sehr rudimentäre ventrale Chromatophorenlinie zu denken. An diesen wenigen, sehr zerstreut liegenden Pigmentzellen ist von einem System in der Anordnung

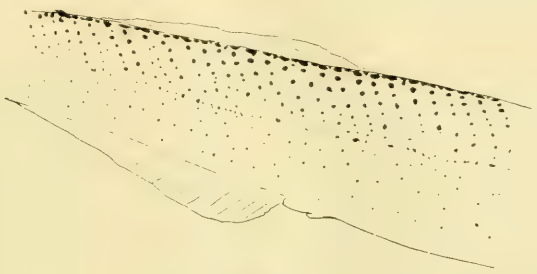


Fig. 1.

nichts zu sehen. Solches war dagegen wohl der Fall bei den Chromatophoren der Rückenseite. Die Zellen sind hier in transversalen Streifen angeordnet, die einander parallel liegen. Jeder Streifen besteht aus einer Anzahl grösserer und kleinerer Zellen, die alle ein wenig in die Länge gezogen sind. Diese streifenartige Anordnung der Pigmentzellen steht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Segmentierung des Körpers, jeder Streifen entspricht einem Segment. Die Zellen sind hierbei, wie wir dies unten bei Belone näher an einem Schnitt zeigen werden, längs der Anheftungslinie des Septum intersegmentale an der Haut gelagert. Die Streifen erreichen die Laterallinie noch nicht. Diese ist auch schon stark pigmentiert, aber im Gegensatz zu der Rückenseite sind die sehr zahlreichen Pigmentzellen hier sehr unregelmässig angeordnet, im allgemeinen nimmt die Intensität der Pigmentierung dieser Linie kaudalwärts zu.

Grosse Übereinstimmung mit der sehr regelmässigen Pigmentzeichnung bei Box zeigen junge Embryonen von Belone vulgaris. Ein Teil des Körpers eines solchen Tierchens ist in Textfigur 1 abgebildet. Auch hier trifft uns der schon früher auftretende Gegensatz in der Intensität der Pigmentierung zwischen Rücken- und Bauchfläche, zwischen welcher die laterale Linie eine scharfe Grenze bildet. An der Bauchseite ist von einer systematischen Anordnung der kleinen Chromatophoren keine Sprache. An der Rückenseite dagegen verrät das Chromatophorensystem deutlich einen metameren Charakter. Die Pigment-

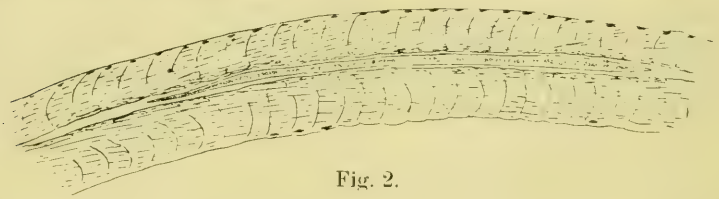


Fig. 2.

zellen sind in Streifen angeordnet, die von der dorsalen Medianlinie bis zur Laterallinie sich erstrecken. Die Zellen sind bei diesem Objekt mehr abgerundet, und die dorsal in einem Streifen liegenden Zellen sind immer die grösseren. Die Entwicklung darf wohl in dorso-ventraler Richtung vor sich gegangen sein. Dass die Lagerung der Zellen bei Belone wirklich in unmittelbarem Konnex mit dem segmentalen Bau des Körpers steht, wird durch Textfigur 2 bewiesen. In dieser Figur ist ein Stück eines Schnittes durch einen Embryo von Belone abgebildet, das ungefähr gleich lang war als das in Textfigur 1 abgebildete. Der Schnitt ist ein Längsschnitt, senkrecht zur Medianebene. In der Mitte ist ein Teil des Rückenmarkes sichtbar. Der in Fig. 2 abgebildete Schnitt, aus einer Serie ausgewählt, war ein sehr glücklicher. Denn an der, in der Figur nach oben gekehrten konvexen Seite, war in jedem Segment eine Chromatophore getroffen, an der anderen Seite nur in vier Segmenten. Es ist kaum möglich, einen mehr überzeugenden Beweis für den metameren Charakter des Chromatophorensystems bei Belone anführen zu können als in dieser

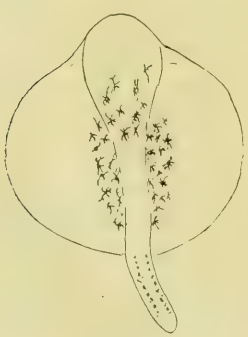


Fig. 3.

Figur. Und gleichzeitig sagt uns diese Figur etwas aus über die Topographie der Pigmentzellen zu den Segmentalgrenzen. Denn ohne Ausnahme sind die kleinen, unverästelten Zellen an dem das Segment kranialwärts abgrenzenden Septum intersegmentale gelagert. Bei Alburnus lucidus fanden sie sich mehr in der Mitte des Segments.

Die Laterallinie trägt bei Belone einen ganz anderen Charakter als bei Box. Sie ist aufgebaut aus einer grossen Anzahl kleiner Zellen, die mehr linienartig angeordnet sind und nicht eine unregelmässig verbreiterte Zone bilden wie beim letztgenannten Tier. Im allgemeinen fallen die Pigmentzellen bei Belone durch ihre Kleinheit auf. Es kann sein, dass dieses mit der Art der Chromatophoren zusammenhängt. Schon Heincke hat in 1875 darauf hingewiesen, dass die Pigmentzellen der

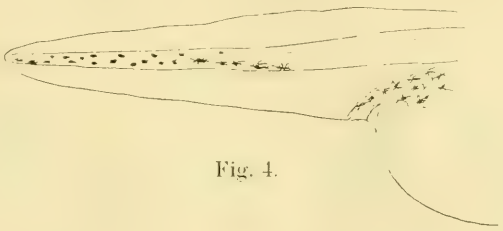


Fig. 4.

grünen Farbe kleiner sind und sich nicht zu so formenreichen Figuren ausbreiten wie die schwarzen Chromatophoren.[1])

Die oben mitgeteilten Beobachtungen bestätigen die Wahrnehmungen früherer Autoren, z. B. von Buchholz, dass die Pigmentzellen bei manchen Fischembryonen ungemein früh auftreten. Dabei ist oftmals auf die Formveränderlichkeit dieser Zellen hingewiesen und auf ihre Wanderung. Nun habe ich von diesen Wanderungen bei den oben beschriebenen Formen nichts wahrnehmen können. Ich kann mich deshalb Ehrmann nicht anschliessen, wenn er behauptet, dass sämtliche Pigmentzellen des erwachsenen Tieres primären Melanoblasten entstammen, welche unter dem Ektoderm zuerst in der Umgebung der Hirnblase aus dem Mesoderm entstanden sind. Ich bin der Überzeugung, dass die Chromatophoren, soweit sie eine metamere An-

[1]) Heincke, F.: Bemerkungen über den Farbenwechsel einiger Fische. Schriften der naturw. Ver. für Schleswig-Holstein, Bd. 1.

ordnung zeigen, an Ort und Stelle entstanden sind aus schon vorher bestimmten unpigmentierten Vorstufen. Ich bin aber weit davon entfernt, die Migration von Pigmentzellen in der Cutis junger Fischembryonen zu leugnen und kann davon selbst ein sehr schönes Beispiel anführen. Es betrifft das Schwanzende des Körpers junger Embryonen von Lophius.

Bei den Embryonen dieses Fisches sind schon in einem sehr frühen Stadium der Entwicklung reichlich schön verästelte Pigmentzellen ausgebildet, wie aus Fig. 3 ersichtlich. Auf der Dorsalfläche des Kopfes, auf dem Dottersack, zu beiden Seiten des Körpers und in dem freien Schwanzende des Körpers fanden sich schon eine Anzahl Chromatophoren. In den beiden erstgenannten Gebieten sind die Zellen ziemlich gross, sternförmig, die Ausläufer sind dünn, von einer regelmässigen Anordnung ist

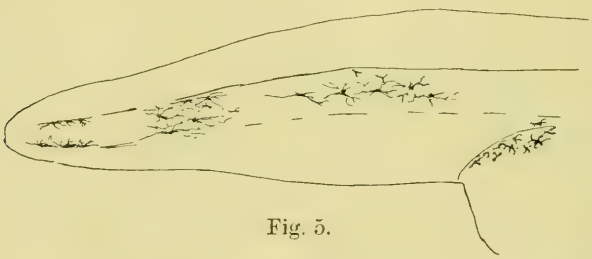


Fig. 5.

nichts zu sehen. Am Schwanzende sind die Zellen noch klein, mehr punktförmig und in zwei parallelen Reihen angeordnet. Betrachten wir jetzt den Körper eines etwas älteren Embryo (Fig. 4), dann sehen wir, dass die Zellen nicht mehr in einer Doppelreihe lagern, sondern unregelmässig zerstreut sind. Gleichzeitig haben sich die vorderen dieser Zellen schon reichlich verästelt, während die meist kaudalen eben angefangen haben kleine Sprosse zu treiben, die mittleren besitzen noch ihre ursprüngliche unregelmässige Gestalt. Bei noch weiterer Entwicklung erfährt das Bild wieder eine Umänderung (Fig. 5). Sämtliche Pigmentzellen sind jetzt reichlich verästelt, die Ausläufer sind lang, zart und mehrfach verzweigt, der Zellkörper ist klein. Sofort zeigt er uns jedoch, dass jetzt die Zellen zu drei Gruppen angehäuft sind, die deutlich durch eine pigmentfreie Zone voneinander getrennt sind. Es hat somit eine Konzentrierung der Zellen stattgefunden. Dieselbe geht nun noch weiter, wie aus der Textfig. 6 ersichtlich ist.

Die Zellen jeder Gruppe haben sich dorsalwärts verschobene und sind hier so dicht aneinander gelagert, dass sie in der dorsalen Medianlinie drei schwarze Flecken bilden. Einzelne Zellen sind hierin nicht mehr zu unterscheiden. Das Zentrum jeden Fleckens ist fast gleichmässig schwarz gefärbt, in der Randzone ist noch die Durchflechtung der Ausläufer zu sehen. Was weiter aus diesen Flecken wird, muss ich unentschieden lassen, da grössere Embryonen als jener in Fig. 6 abgebildete mir nicht zur Verfügung standen. Jedenfalls bietet uns das Schwanzende des Körpers von Lophius ein sehr schönes Beispiel von der Wanderungsfähigkeit der Chromatophoren. Zwar dehnt sich die Wanderung

Fig. 6.

nicht über lange Strecken aus, einen eigentlichen Wanderzug gibt es nicht, aber dass hier Migration stattfindet, unterliegt keinem Zweifel. Denn durch einfache Retrahierung der Ausläufer kann das in Fig. 5 gegebene Bild nicht in jenes der Fig. 6 umgewandelt werden. Die Zellen selbst verschieben sich dorsalwärts.

Die bei Lophius wahrgenommene Erscheinung spricht für die wohl angezweifelte Zellnatur der Chromatophoren, und zeigt gleichzeitig, dass diese Zellen bei ihrer Wanderung und definitiven Anordnung nicht immer an den Verlauf der Gefässbahnen sich halten. Weiter ist auch aus diesem Entwicklungsvorgang auf die Möglichkeit zu schliessen, dass die Zeichnung der Körperoberfläche nicht ausschliesslich eine Folge ist von einer starken Vermehrung der Pigmentzellen an bestimmten Orten, sondern auch durch Konzentrierung von Zellen zustande kommen kann.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVII.

Fig. 1. Atherina spec. — Laterale Chromatophorenlinien.

Fig. 2. Atherina spec. — Dorsale, laterale, ventrale und neurale Chromatophorenlinien.

Fig. 3. Längsschnitt eines Atherina. (Vorderer Körperteil.) — Dorsale und neurale Chromatophoren.

Fig. 4. Längsschnitt eines Atherina. (Mittlerer Körperabschnitt.) — Neurale und hämale Chromatophoren.

Fig. 5. Atherina spec. — Dorsale, laterale, ventrale, neurale und hämale Chromatophorenlinien.

Fig. 6. Alburnus lucidus von 10 mm Körperlänge. — Dorsale und laterale Chromatophorenlinien.

Fig. 7. Längsschnitt aus dem Rücken eines Alburnus lucidus von 1 cm Körperlänge. Lagerung der dorsalen Chromatophoren hinsichtlich der Ligamenta intersegmentalia.

Fig. 8. Box Boops von 2 cm Körperlänge. Anordnung der subcutanen Chromatophoren.

Aus dem anatomischen Institut in Strassburg.

Zur Morphologie des Amphibienblutes. Zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Differenzierung der Lymphocyten.

Von

A. Freidsohn.

VIII. Fortsetzung der „Studien über das Blut und die blutbildenden und -zerstörenden Organe".

Mit einem Vorwort

Von

Franz Weidenreich.

Hierzu Tafel XVIII.

Inhaltsverzeichnis:

Seite

Vorwort 436
Einleitung 440
Untersuchungsmethoden 440
Literaturübersicht 441
I. Entwicklung der roten Blutkörperchen 448
II. Morphologie und Entwicklung der weissen Blutkörperchen 454
1. Morphologie der Leucocyten 454
a) Ungranulierte Zellen 455
b) Granulierte Zellen 457
2. Homologisierung mit den Leucocyten der Säuger . . 461
3. Entwicklung der Leucocyten 462
III. Zahlenmässiges Vorkommen der einzelnen Leucocytenformen 464
IV. Schlussbetrachtung 568
Literaturverzeichnis 470
Tafelerklärung 472

Vorwort.

Die Frage nach dem Wesen und der Bedeutung der Lymphocyten im System der Blutzellen ist im Laufe der letzten Zeit mehr und mehr zu einer Kardinalfrage geworden, und von der Art ihrer Beantwortung hängt fast ausschliesslich die Stellungnahme ab, die die meisten Autoren zu den Problemen der Hämatologie einnehmen. Während die strikten Verfechter der Spezifitätslehre jede weitere Differenzierungsmöglichkeit der Lymphocyten bestreiten und in ihnen lediglich Endstadien einer speziellen Zellentwicklung sehen, für deren Vorhandensein sie allerdings eine plausible Erklärung nicht zu geben vermögen, erblicken die Anhänger der monophyletischen Theorie gerade in ihnen ein ausserordentlich wandlungs- und entwicklungsfähiges Zellelement. Die Frage wird noch dadurch beträchtlich kompliziert, dass der Begriff „Lymphocyt" eine zum Teil recht verschiedene Auslegung gefunden hat. Ich habe in einer der vorhergehenden Abhandlungen dieser Studien auf die historisch-literarische Seite aufmerksam gemacht und konnte dabei zeigen, dass die Ehrlichsche Definition des Lymphocyten weder historisch noch genetisch-morphologisch berechtigt ist. Aber selbst wenn man sich darauf beschränkt, mit Ehrlich diejenigen Leucocyten als Lymphocyten zu bezeichnen, die durch einen im allgemeinen runden Zelleib mit grossem, meist rundem Kern und schmalem basophilem Plasmasaum charakterisiert sind, so lässt sich doch auch für diese spezielle, morphologisch scharf umschriebene Zellform die Fähigkeit einer weiteren Differenzierung leicht dartun. Ich habe schon wiederholt nachgewiesen, dass sie sich in typische granulierte Leucocyten weiterzubilden vermag; besonders meine Angaben über ihre Differenzierung zu eosinophilen Leucocyten sind inzwischen von Dominici[1]) und Pappenheim[2]) bestätigt worden.

[1]) Folia haematol., Bd. 8, 1909, S. 97.

[2]) Ebenda, S. 107.

Nun hat Neumann[1]) Ehrlich gegenüber schon früher betont, dass ein Übergang der Lymphocyten zu polymorphkernigen Leucocyten besonders gut im Froschblut demonstrierbar sei, und in der Tat haben die folgenden Untersuchungen meines Schülers Freidsohn die Richtigkeit der Neumannschen Beobachtungen bestätigen können. Es hat sich aber dabei überhaupt gezeigt, das gerade solche fundamentale Fragen der Hämatologie viel leichter durch das Studium des Blutes niederstehender Wirbeltiere klärbar sind, denen bisher nur eine recht geringe Beachtung geschenkt wurde. Solche Untersuchungen ergeben, dass die Zellform, die man nach Ehrlich als Lymphocyt zu bezeichnen pflegt, mit genau den gleichen morphologischen Charakteren in der ganzen Reihe der Wirbeltiere vorkommt, und was noch viel wesentlicher ist, dass sie sich bei den Nicht-Säugern in einem viel höheren Prozentsatz findet als bei den Säugern, ja dass sie bei manchen Fisch- und Vogelarten über 90% der Leucocyten überhaupt ausmacht. Wie die Zählungen Freidsohns beim Amphibienblut ergaben, sind die Lymphocyten auch hier, wenigstens bei den Anuren, das weitaus überwiegende Element — bis zu 75,2% beim ausgewachsenen und 82,6% beim jungen Tier. Diese Tatsachen erscheinen um so bemerkenswerter, als Nägeli[2]) behauptet — allerdings ohne jede entsprechende Beweisführung —, dass die granulierten Leucocyten und zwar die Myelocyten die phylogenetisch ältere Zellform wären. Davon kann schon um deswillen nicht recht die Rede sein, weil Zellen von lymphozytärem Typus schon bei den Wirbellosen als ein weit verbreitetes Element vorkommen, und wie die neuesten Untersuchungen von Kollmann[3]) gezeigt haben, gerade hier die Ausgangsform der granulierten sind. Auf diese Ergebnisse der vergleichend-anatomischen Forschungen und auf ihre Bedeutung für die Lymphocytenfrage hat übrigens auch Pappenheim[4]) eben aufmerksam gemacht.

[1]) Virch. Arch., Bd. 174; 1903, S. 41.
[2]) Die Anämie, 2. Aufl., 1909.
[3]) Ann. Sc. Nat. Zool., Bd. 8, 1908, S. 1.
[4]) Fol. haematol., Bd. 8, 1909, S. 504.

Nun ist noch von der gleichen Seite im Verein mit Schridde der Versuch gemacht worden, die Lymphocyten gegenüber den granulierten Zellen auch ontogenetisch als die jüngere, differenziertere Zellform hinzustellen. Auch diese Behauptung erscheint schon nach der zahlenmässigen Feststellung des Vorkommens der verschiedenen Leucocytentypen in verschiedenen Lebensaltern recht wenig wahrscheinlich. Denn wie die in der folgenden Abhandlung enthaltene tabellarische Zusammenstellung lehrt, die übrigens keinen Anspruch auf Vollständigkeit macht und von mir später an anderer Stelle noch detaillierter wiedergegeben werden wird, sind die Lymphocyten um so zahlreicher vorhanden, je jugendlicher das Individuum ist — gleichgültig ob Mensch oder Amphibium — und um so spärlicher, je älter es ist. Damit steht die Tatsache in gutem Einklang, dass auch bei der individuellen Entwicklung die Lymphocyten das primäre Element sind, das sich weiterhin sowohl in der Richtung der roten wie der verschiedenen weissen Blutkörperchen zu differenzieren vermag; ich erinnere hier nur an die neueren schönen Untersuchungen Maximows[1]) und Dantschakoffs[2]). Zwar kann man hier — und das hat neuerdings Mollier[3]) getan, wenn er auch prinzipiell zu dem gleichen Ergebnis gelangt ist wie die genannten Autoren — immer noch den Einwand erheben, dass diese embryonale indifferente, entwicklungsfähige Zellform, Molliers „Hämogonie", doch etwas von dem morphologischen Bilde eines typischen Lymphocyten des erwachsenen Organismus nach Ehrlichs Nomenklatur abweicht. Wie meine vorhergehende Abhandlung beweist und vor allem auch Maximows Arbeiten, ist aber bei dem proteusartigen Charakter der lymphocytären Elemente auf solche Formunterschiede kein wesentliches Gewicht zu legen; das geht vor allem auch aus der folgenden Abhandlung hervor, in der Freidsohn zeigt, dass bei jungen Amphibien noch lange nach der Metamorphose auch die roten Blutkörperchen in der Zirkulation

[1]) Arch. f. mikr. Anat., Bd. 73, 1909, S. 444.

[2]) Anat. Hefte, Bd. 37, 1908, S. 472.

[3]) Arch. f. mikr. Anat., Bd. 74, 1909, S. 474.

aus Zellen allmählich heranwachsen, die durchaus dem Typus der Ehrlichschen Lymphocyten entsprechen, wie sie aus dem Amphibienblut schon lange bekannt und von allen Autoren auch als Lymphocyten beschrieben worden sind. Andererseits ist hier auch die Umformung dieser Zellelemente zu „polymorphkernigen" und Mast-Leucocyten leicht demonstrierbar. Demnach besteht eine vollkommene Identität zwischen diesen Zellen des Amphibienblutes und dem Zellelement, das Mollier beim Menschen als „Hämogonie" bezeichnen will. Jene Zellform des Amphibienblutes wurde nun aber stets als Lymphocyt beschrieben und zwar wegen der morphologischen Übereinstimmung mit den bei den Säugern so benannten Zellen. Bei den Amphibien zeigt also jedenfalls die „Hämogonie" den morphologischen Charakter der Lymphocyten.

Franz Weidenreich.

Einleitung.

Der morphologische Charakter der Blutzellen und ihre Beziehungen zueinander können nur dann verständlich werden, wenn man sich nicht auf eine Tierart oder gar nur auf den Menschen beschränkt, sondern die Gesamtheit ihrer Erscheinungsformen in der Tierreihe betrachtet.

Das Blut des Menschen und sehr vieler Säugetiere wurde mit Rücksicht auf diese Fragen am besten untersucht, aber über das Blut der übrigen Wirbeltiere ist bisher verhältnismässig wenig bekannt geworden.

Und doch eignen sich zur Entscheidung mancher Fragen die Nicht-Säuger viel besser, weil namentlich bei den jüngeren Formen sich die Entwicklung in grösserem Umfange in der Zirkulation abspielt und auch sonst die Verhältnisse einfacher liegen und dadurch den Einblick erleichtern.

Ich habe mich hier auf die Untersuchung des Amphibienblutes beschränkt; es liegen zwar schon eine Reihe von Angaben über seine morphologische Zusammensetzung vor, aber es mangelt vor allem noch an Nachprüfungen auf Grund einer neuen Technik.

Von folgenden Amphibienarten habe ich das Blut untersucht: Bufo vulgaris, Rana esculenta und temporaria, Triton taeniatus und cristatus und Salamandra maculosa; von Bufo und Rana sind vor allem auch junge nicht ausgewachsene Tiere untersucht worden, wobei sich leicht recht wesentliche Feststellungen machen liessen.

Ich habe mich auf Ausstrichpräparate vom Herzblute und Knochenmark beschränkt, weil dieses Verfahren, besonders bei den jungen Tieren, einen ausgezeichneten und völlig genügenden Überblick nicht nur über die vorkommenden Formen, sondern auch ihre Beziehungen zueinander gewährte.

Da es mir darauf ankam, die typischen Charaktere zu präzisieren, glaubte ich von der Untersuchung noch anderer Amphibienarten Abstand nehmen zu können, um so mehr, als nach der Literatur zu schliessen, hier keine prinzipiellen Abweichungen zu erwarten waren.

Untersuchungsmethoden.

Die Tiere wurden auf einem kleinen Brett in Rückenlage angebunden. Sodann wurde die Haut in der Herzgegend in weitem Umfang entfernt, um die Beimischung des die Gerinnung

beschleunigenden Hautsekretes zu vermeiden, und das Herz freigelegt. Darnach wurde mit der Schere ein kleiner Einschnitt in das Herz gemacht und mit Hilfe sehr feiner Glaspipetten das Blut angesaugt.

Die Fixation des Blutes erfolgte nach dem Räucherungsverfahren, das Weidenreich angegeben hat, und zwar durch Formalindämpfe. Man setzt die Objektträger ein paar Minuten über einer Schale den Dämpfen unverdünnten käuflichen Formalins aus und streicht dann rasch einen Tropfen des aufgesaugten Blutes auf dem angeräucherten Glase aus. Dieses Verfahren muss mit Vorsicht ausgeführt werden, um die Blutzellen nicht zu zerdrücken. Nach dem Ausstrich werden die Präparate wieder den Formalindämpfen ausgesetzt und zwar kaum eine Minute lang.

Die Fixation mit Osmiumsäuredämpfen erwies sich für Amphibienblut als weniger geeignet, da bei der nachfolgenden Färbung stets ein Überwiegen der blauen Komponente eintrat und damit die Differenzierung erschwert wurde.

Nach der Fixation wurden die lufttrocken gewordenen Präparate sofort gefärbt. Zur Färbung benutzte ich folgende Mischung: auf 50 ccm destillierten Wassers habe ich 15 Tropfen der käuflichen Giemsalösung für Romanowsky-Färbung genommen und fünf Tropfen einer 2 % wässerigen Eosinlösung (Eosin Extra BA) zugegeben; die Farbe liess ich ungefähr ein bis zwei Stunden einwirken. Darnach wurden die Präparate mit Wasser abgespült, mit Filtrierpapier getrocknet und in säurefreien Canadabalsam eingeschlossen.

Literaturübersicht.

Über die verschiedenen bei den Amphibien vorkommenden Formen der Blutzellen finden sich in der Literatur zahlreiche Angaben. Da wir im Laufe unserer Untersuchungen aber auch zur Beurteilung der Jugendformen der roten Blutkörperchen wichtige Anhaltspunkte fanden, so soll hier nicht nur über die Literatur der weissen Blutkörperchen der Amphibien ein kurzer Überblick gegeben werden, sondern auch die Angaben über die Jugendformen der roten Blutkörperchen mit Dauerkernen bei anderen Tierarten Berücksichtigung finden.

Was über die Vorstufen der roten Blutkörperchen und ihre Entwicklung bekannt geworden ist, hat erst Weidenreich (30)

zusammengestellt. Zwar existieren über die Amphibien hierüber nur wenige Angaben, dagegen sind besonders die Vögel gut untersucht worden.

Löwit (16) fand bei Tritonen die Jugendformen als hämoglobinfreie Zellen mit grossem rundem Kern und deutlicher Netzstruktur. Die Zellen vermehren sich nach ihm auf mitotischem Wege. Er konnte an frisch im Frühling gefangenen Tieren in der Milz alle Übergänge zu den ausgebildeten Blutkörperchen nachweisen.

H. F. Müller (18) hat Untersuchungen an Kaltblütern angestellt. Über die in Mitose begriffenen Zellen äussert er sich, dass er nicht mit Bestimmtheit sagen könne, ob sie hämoglobinhaltig sind oder nicht, aber dass die reifen roten Blutkörperchen sich teilen, hat er nie gesehen, und ebensowenig wie Löwit vermag er die Reihe der mitotischen Zellen von den fertigen roten Blutkörperchen abzuleiten. Nach seinen Angaben findet man an Trockenpräparaten des Milzsaftes Elemente, deren Zelleib in einem bräunlichen Farbenton gefärbt ist. Der Kern dieser Zelle nimmt den grössten Teil des Zellkörpers ein, sodass bloss ein schmaler Plasmasaum übrig bleibt. Der Zelleib ist bei den gefärbten teilungsreifen, ruhenden Zellen tief blau gefärbt, in gleicher Weise wie die Leucoblasten. In bezug auf die Zellsubstanz und den Kern dieser Zellen findet er, dass sie sich leicht von den einkernigen Leucocyten ableiten lassen, und er beschreibt Übergänge zur Erythroblastenreihe.

Die Entwicklung dieser leucocytären Elemente zu Erythrocyten schildert er folgendermassen: „In der Tat lassen sich Zellformen von den beschriebenen an in allen Übergängen bis zur Gestaltung der fertigen Erythrocyten deutlich verfolgen. Der Zelleib wächst mehr und mehr in die Länge, auch der Kern nimmt eine mehr längliche Form an. Es treten Bilder auf, die mit den von Flemming und Eberth als „Jugendformen“ roter Blutkörperchen gekennzeichneten Zellen übereinstimmen, deren Kern grösser ist als der der fertigen Erythrocyten und an deren Kern die Gerüststruktur wegen der mehr lockeren Netzung leichter zu erkennen ist. Der Kern der Jugendformen roter Blutkörperchen ist, verglichen mit dem Kerne der ausgebildeten, grösser; in dem kleineren Kern der entwickelten Erythrocyten ist wegen der grossen Dichte des Netzes des viel kleineren Kernes die Netz-

struktur nicht so deutlich zu erkennen." Als weitere Entwicklungsreihe der Ausgangsform nimmt Müller diejenigen Zellen an, die den Übergang der einkernigen weissen Blutkörperchen in die mehrkernigen Leucocyten zeigen. In seinem Schlussworte sagt er: „Aus der vorliegenden Darstellung ergibt sich, dass wir für die Entwicklung der geformten Elemente des Blutes des Frosches und Triton nicht zwei völlig getrennte Entwicklungsreihen annehmen können, sondern in einer bestimmten Art von Zellen der Ausgangspunkt sowohl für die roten, als auch für die weissen Blutkörperchen gegeben ist, und damit ist auch nachgewiesen, dass die roten Blutkörperchen Abkömmlinge der weissen sind, denn die Bildungsreihe der roten nimmt ihren Ausgang von den aus Leucoblasten heranwachsenden teilungsreifen, ruhenden Zellen, die wir als weisse Blutkörperchen bezeichnen müssen. Dieselben Zellen produzieren aber anderseits auch wieder Leucocyten als Tochterzellen."

Nach van der Strichts (28, 29) Angaben finden sich in der Leber der Larven von Geburtshelferkröten und von Salamandra ebenso wie in der des jungen Axolotls farblose Erythroblasten, die sich im Innern der venösen Kapillaren auf mitotischem Wege vermehren; diese Zellen sind durch einen sehr chromatinreichen und kugeligen Kern charakterisiert. Das Protoplasma ist klar und hyalin und durch eine deutliche Zellmembran abgegrenzt. Diese Zellen beladen sich mit Hämoglobin und gelangen dann in die Zirkulation.

Nach Dekhuyzen (5) sind die Erythroblasten des Frosches grosse, ovale Zellen mit ovalem Kern, welche hämoglobinfrei sind und amöboider Bewegung fähig. Nach der Meinung von Dekhuyzen gehen die Erythroblasten in junge Erythrocyten über, welche oval, kreis- oder spindelförmig sind und wenig Hämoglobin enthalten, allerdings sollen nach ihm die hämoglobinfreien Erythroblasten nichts mit den Leucocyten zu tun haben.

Pappenheim (21) äussert sich über die Entwicklung der Erythroblasten folgendermassen: „Wir haben im Voranstehenden beobachtet, dass zu jeder Zeit, in jedem hämatopoetischen Organ Blutzellen beider Arten gebildet werden. Am überzeugendsten und bequemsten lässt sich dies im Blut und der Milz von Larven der Urodelen beobachten. Im Blut der aus dem Mutterleibe ausgeschnittenen Larve von Salamandra atra und maculosa sowie

im Blut und in der Milz selbst schon erwachsener Individuen von Siredon pisciformis findet man mit Leichtigkeit Übergänge von kleinen „Lymphocyten“ zu trachychromatischen und grossen „Lymphocyten“ zu amblychromatischen Zellen“ (gemeint sind hiermit die beiden von Pappenheim unterschiedenen Formen roter Blutkörperchen.

Phisalix (22) hat in der Tritonmilz zahlreiche runde Zellen mit grossem Kern und mit nicht viel Hämoglobingehalt gefunden, welche sich mitotisch teilen.

Jolly (12) hatte Tritonen eine lange Zeit hungern lassen und nachdem er sie wieder gut gefüttert hat, fand er im strömenden Blute zahlreiche kugelige Zellen von verschiedener Grösse mit grossem kugeligem Kern, welcher den grössten Teil der Zelle einnimmt und ein enges Chromatinnetz mit grossen Karyosomen besitzt. Diese Zellen enthalten kein Hämoglobin und vermehren sich durch Mitose. Ausserdem nimmt er an, dass die Erythrocyten auch aus lymphocytären Elementen entstehen.

Bizzozero und Torre (1) beschreiben die ersten roten Blutkörperchen der Vögel als runde kleine hämoglobinhaltige Elemente mit kugeligem Kern und homogenem Protoplasma.

Denys (6) findet dasselbe Bild: der Kern sei gross, rund, reich an Nuklein, aber ohne Kernkörperchen; das Protoplasma ist homogen farblos in den jüngeren, hämoglobinhaltig in den älteren Stadien; eine Zellmembran ist deutlich ausgeprägt.

Bryce (2) studierte bei Lepidosiren die embryonale Hämatopoese und fand, dass es hier eine indifferente, mesenchymatöse Stammzelle gibt, welche rote und weisse Blutkörperchen bildet; in frühesten embryonalen Entwicklungsstadien entstehen aus diesen primitiven Blutzellen primitive Erythroblasten und primitive Leucocyten. Aus denselben Mesenchymzellen sollen in späteren Perioden in der Milz einerseits Erythroblasten und reife Erythrocyten, andererseits Leucoblasten und polymorphkernige, granulierte Leucocyten und Lymphocyten in allen ihren Varietäten entstehen.

Dantschakoff (4) hat Hühnerembryonen untersucht. Sie unterscheidet zwei Arten von Erythroblasten, eine erste primitive und eine zweite definitive Form, von denen uns hier nur die letztere interessiert. Über diese Zellen äussert sich die Verfasserin folgendermassen: „Sie sind dem Umfange nach kleiner als die Lymphocyten, das Protoplasma bildet einen

verhältnismässig kleinen Saum. Ihre Grundform ist sphärisch, sie kommt jedoch nur dort zur Geltung, wo die Zellen freiliegen, ohne einander zu berühren. Das Protoplasma hat die retikuläre Struktur eingebüsst, wird homogen, und auch seine Basophilie geht allmählich verloren. An frischen, ohne Färbung und Fixierung untersuchten Flächenpräparaten bekommen diese Zellen einen immer deutlicheren gelben Ton. Es ist also klar, dass es sich hier wiederum um Ausarbeitung von Hämoglobin handelt. Es sind also Erythroblasten." Über die Struktur des Kernes dieser Zellen sagt sie folgendes: „In den jüngsten definitiven Erythroblasten erinnert die innere Kernstruktur noch sehr an die Stammzelle — den Lymphocyt. Das Chromatin ist noch in Form von ziemlich blassen, verschwommenen Chromatinteilchen verteilt und man gewahrt noch ein typisches echtes Kernkörperchen." In etwas späteren Stadien (am 5. Tage) findet man im Protoplasma schon viel mehr Hämoglobin und im Kern dieser älteren reifen Zellen schon ein sehr typisches, regelmässiges, netzartiges Chromatingerüst, dessen gröbere Körnchen an der Peripherie der Kernmembran liegen. Im weiteren entstehen aus ihnen die definitiven Erythrocyten.

Aus der Literatur über die weissen Blutkörperchen des Amphibienblutes seien hier folgende Autoren zitiert:

Dekhuyzen (5) hat gründliche Untersuchungen an Frosch und Triton cristatus angestellt. Er teilt die weissen Blutkörperchen ein in: 1. feinkörnige Leucoblasten und Leucocyten, 2. eosinophile Leucoblasten und Leucocyten und in 3. Mastzellen. Als feinkörnige Leucoblasten bezeichnet er die Jugendformen mit kugeligem Kern und schmalem Protoplasmasaum, also die Lymphocyten der Autoren. Unter feinkörnigen Leucocyten versteht er die ältere Form mit polymorphen und polymeren Kernen und reichlichem amöboidem Protoplasma. Der Kern der jüngsten Leucoblasten soll chromatinreich sein, er soll immer mehr polymorph werden und vielfach dreilappig: die Leucoblasten gehen in das Leucocytenstadium über. Die eosinophilen Leucoblasten und Leucocyten stehen in bezug auf die Kernstruktur den feinkörnigen Leucoblasten und Leucocyten nahe. Die Mastzellen kommen nach Dekhuyzen viel weniger beim Frosch, als beim Triton vor; sie zeichnen sich durch ihre violett gefärbten, dicht gedrängten, kugeligen oder stäbchenförmigen Granulationen aus;

der Kern der Mastzellen soll kugelig sein. Die jungen Formen der Mastzellen nennt Dekhuyzen Klasmatoblasten. Die erwachsene Form der Mastzellen hat einen reichlich entwickelten Zelleib mit einem Kern, der tiefe Einschnitte hat. Dekhuyzen tritt für die Spezifität der Blutzellen ein, nur darum, weil er nicht imstande war, Übergangs- oder Zwischenformen zu beobachten.

Niegolewskis (20) Untersuchungen über Amphibienblut ergaben folgendes: Das Salamanderblut enthält drei verschiedene Lymphocytenformen und zwar: neutrophile Zellen, Lymphocyten und basophile Zellen. Eosinophile (acidophile) Leucocyten sollen nach ihm nicht nachweisbar sein (?). Die neutrophilen Zellen besitzen einen einzigen Kern, welcher nierenförmig oder kranzförmig gelappt ist. Die Granula sollen neutrophilen Charakter haben. Die Lymphocyten entsprächen in der Grösse den Erythrocyten (?). Sie seien meist oval mit einem zentral gelegenen Kern und enthalten neutrophile Granula (?). Die basophilen Zellen besässen einen durch deutliche Chromatinfäden sich präsentierenden Kern und grobe Granula, die auch im Kern und ausserhalb der Zellmembran liegen sollen (?). Im Froschblute fand Niegolewski neben mononukleären oxyphilen Zellen auch polynukleäre von verschiedener Gestalt mit runden, lichtbrechenden Granulis; ihre Kerne sollen durch dünne Chromatinfäden miteinander verbunden sein. Die basophilen Zellen sind zum Teil oval mit einem ebenfalls ovalen, von Granulis freien Kern; ausser diesen findet man auch Zellen mit viel gröberen, metachromatisch färbbaren Granulis. Die „neutralen", meist ovalen Zellen des Froschblutes zeigen zum Teil einen einzigen gelappten Kern, zum Teil sind sie polynukleär. Die Lymphozyten des Frosches sind rundliche Gebilde mit einem zentral gelegenen Kern. Zwischen dem Kern und der Zellmembran befinden sich ziemlich grobe Granula (?).

Grünberg (10) hat Ausstrichpräparate von verschiedenen Kaltblütern gemacht, unter welchen auch Triton cristatus und Rana temporaria waren. Im Blute von Triton cristatus fand er: 1. Kleine Leucocyten mit sehr grossem Kern, wahrscheinlich Lymphocyten: 2. Mastzellen mit einem einzigen zentral gelegenen Kern, welcher kreisrund oder eingebuchtet ist; dieser Kern wird vielfach von Granula überdeckt; 3. Grosse einkernige Leucocyten mit rundem, eckigem oder auch nierenförmigem Kern; der Zell-

leib dieser Leucocyten erscheint homogen und enthält schwarze Pigmentkörner, „aber niemals Granula“; 4. Grosse Leucocyten mit einem zusammengerollten und gelappten Kern, welcher nicht selten in mehrere Fragmente zerfällt; der Zelleib dieser Leucocyten ist fast homogen. Mit Triacid gefärbt, findet man in einigen solchen Leucocyten Granula verschiedener Grösse und von runder oder eckiger Beschaffenheit. Im Blute von Rana temporaria fand Grünberg folgende Zellen: 1. Einkernige Leucocyten, welche sich durch ihren grossen Kern und schmalen Zelleib auszeichnen; der Kern liegt dabei exzentrisch und ist ebenso rund wie die Zellen; der Zelleib ist völlig homogen. 2. Mastzellen; sie sind von verschiedener Grösse mit einem zentral gelegenen Kern, welcher rund oder leicht eingebuchtet ist; im Zelleib finden sich zahlreiche runde Granula. 3. Grosse Leucocyten; sie haben einen unregelmässig geformten Kern; meist zeigt der Kern starke Lappenbildung, welche durch fadenförmige Brücken zusammenhängen; der Zelleib ist sehr zart und bei intensiver Färbung sind runde Granula sichtbar; mit Triacid gefärbt, sind die Granula von fast violetter Farbe; der Form nach sind die Granula kugelrund und von verschiedener Grösse.

Es sei hier auch die Arbeit Maximows (17) über das Blut des Axolotls erwähnt. Maximow unterscheidet vier Formen von weissen Blutkörperchen: 1. Lymphocyten von verschiedener Grösse mit relativ grossem, kugelrundem Kern; im Inneren dieses Kernes finden sich typische, grosse eckige Chromatinstücke; das Protoplasma des Lymphocyts bildet meist einen schmalen Saum und ist deutlich basophil. 2. Leucocyten mit stark polymorphem Kern, dessen rundliche oder ovale Teile mittelst feiner Verbindungsbrücken zusammenhängen; das Protoplasma enthält keine deutlichen Granula, ist hell und hat einen ausgesprochen retikulären Bau; die Centrosomen sind äusserst deutlich; man kann sagen, dass diese Zellen den neutrophilen Leucocyten des Säugetierblutes entsprechen. 3. Eosinophile Leucocyten, sie haben meist einen nierenförmigen Kern mit zahlreichen groben Chromatinteilchen; im Protoplasma finden sich grosse, kugelrunde, glänzende, eosinophile Körner. 4. Mastleucocyten, sie haben in ihrem Protoplasma viele ziemlich grobe, runde Körnchen, welche den Kern fast verdecken; diese Körnchen färben sich mit Thionin tief rotviolett, fast schwarz.

Endlich macht noch Hirschfeld-Kassmann (11) Angaben über die Leucocyten von Triton viridesens (?). Nach ihr enthält das Blut des Triton viridesens mono- und polynukleäre weisse Blutkörperchen; die mononukleären Mastzellen entsprechen in der Grösse etwa einem menschlichen Leucocyten. Alle anderen Formen sind viel grösser — ungefähr von der Grösse der Myeloblasten und Myelocyten, manche auch noch grösser. Die mononukleären sind zum Teil granulafrei, würden also dem menschlichen Lymphocyten entsprechen, zum Teil sind es Mastzellen. Dann gibt es Übergangsformen, grosse Zellen mit eingebuchtetem Kern und körnchenfreiem Protoplasmaleib. Die polymorphkernigen Zellen im Tritonblut sind sehr gross. Der Kern ist verschiedenartig eingebuchtet, gewunden, liegt entweder an einem Pole oder zieht durch die Mitte der ganzen Zelle hindurch. In manchen Exemplaren ist der Kern fragmentiert, es sind also polynukleäre Zellen, in anderen ist der Kern zum Teil fragmentiert, zum Teil polymorph. Diese Zellen sind zum grossen Teil granulafrei. Das Protoplasma scheint homogen zu sein. Bei Triacidfärbung zeigen sich im Zelleib eosinophile Granula.

I. Entwicklung der roten Blutkörperchen.

Das Blut junger Bufonen und Frösche, die zirka 4—5 cm von der Schnauze bis zum After massen und im Juni gefangen wurden, enthielt ausserordentlich zahlreiche Entwicklungsformen der roten Blutkörperchen, die uns gestatteten, unschwer ununterbrochene Reihen aufzustellen.

Der Ausgangspunkt der Entwicklung stellt eine Zelle dar, die sich zunächst in ihrem ganzen morphologischen Verhalten in nichts von den Elementen unterscheidet, die man sonst seit Ehrlich als Lymphocyten zu bezeichnen pflegt. Ich bezeichne sie als das erste Stadium. Dieses Stadium also (Fig. 1 a) ist eine runde kleine Zelle. Ihr Kern ist gross und nimmt den grössten Teil des Zelleibes ein, seine Form ist rundlich, oft auch an einer Seite leicht eingedellt. Er färbt sich ziemlich gleichmässig, so dass von einer besonderen Umordnung des Chromatins bei den angewendeten Fixations- und Färbeverfahren nichts zu erkennen ist. Das Plasma umgibt den Kern als sehr schmalen Hof, der bei Giemsafärbung gefleckt und schwach blau (basophil) erscheint.

Das zweite Stadium der Entwicklung wird von einer fast identischen Zelle dargestellt (Fig. 1 b), nur hat sich das Plasma hier ein wenig verändert: der Saum ist etwas breiter geworden und enthält überall schollige, stark basophile Ansammlungen, färbt sich also im ganzen intensiver blau. Der Kern ist im grossen und ganzen unverändert, nur enthält er einige hellere Stellen, die auf eine Auflockerung hindeuten. Im dritten Stadium (Fig. 1 c) ist die Zelle deutlich grösser und zwar hat sowohl der Plasmasaum wie der Kern an Umfang zugenommen. Der Kern ist noch rund und zeigt ab und zu noch die leichte Eindellung; dagegen beginnt eine Veränderung seiner Struktur sich bemerkbar zu machen, die in der Ausbildung eines deutlichen Gerüstwerkes mit chromatinfreien Stellen besteht. Das Plasma bildet jetzt einen breiten gleichmässigen Ring rings um den Kern und färbt sich gleichmässig und intensiv blau. Im vierten Stadium (Fig. 1 d) hat die Zelle weiter an Umfang zugenommen, ohne aber die runde Form noch merklich zu ändern. Der Kern ist im allgemeinen rundlich, nur ist seine Umgrenzung unregelmässig; die chromatische Gerüst-Struktur ist undeutlich ausgeprägt. Der Protoplasmasaum ist breiter und bekommt bei Giemsafärbung neben dem blauen Grundton einen grünlichen Einschlag — die Hämoglobinbildung hat begonnen. Das Plasma ist nun aber nicht mehr gleichmässig, sondern mehr oder weniger fleckig. Das fünfte Stadium der Entwicklung (Fig. 1 e) wird durch eine Zelle dargestellt, die nicht mehr rund, sondern schon leicht oval ist. Der Kern ist noch rund und sein Chromatin stellt ein grobes Gerüstwerk dar. Der Protoplasmasaum ist breiter, färbt sich weniger blau und stärker grün und zeigt im übrigen dieselbe Beschaffenheit wie im vorhergehenden Stadium. Im sechsten Stadium (Fig. 1 f) hat die Zelle an Grösse zugenommen, ihre ovale Form ist nun ausgeprägter, als im vorhergehenden Stadium. Der Kern streckt sich in die Länge und geht so aus der runden Form in die ovale über, während das Chromatingerüst im grossen und ganzen unverändert bleibt. Das Plasma stellt jetzt eine breite Zone dar und färbt sich etwas heller grün, die blaue Beifarbe schwindet allmählich; der fleckige Charakter ist unverändert. Im siebenten Stadium (Fig. 1 g) hat die Zelle weiter an Grösse zugenommen und die Form der fertigen Erythrocyten erreicht. Der Kern ist nun auch deutlich oval, sein Kontur unregelmässig, das Chromatin-

gerüst erscheint etwas verklumpt. Das Protoplasma ist auch breiter geworden und färbt sich heller grün, auch jetzt sind noch Flecken nachweisbar. Das achte Stadium der Entwicklung (Fig. 1 h) stellt den beinahe ausgebildeten Zustand des roten Blutkörperchens dar; die Zelle ist jetzt noch grösser geworden und ist von vollständig ovaler Form. Der Kern ist langgestreckt, unregelmässig umgrenzt und sein Chromatingerüst weiter zusammengedrängt. Das Protoplasma ist sehr breit und färbt sich nun grünlich-gelb.

Die neunte Form endlich wird durch das rote Blutkörperchen charakterisiert, wie man es in jedem Amphibienblut findet (Fig 1 i); das Plasma nimmt hier bei Giemsafärbung einen gelblich-grünen Ton an.

Wenn man nun diese Entwicklungsreihen der roten Blutkörperchen der Amphibien betrachtet, so kann kein Zweifel bestehen, dass sie aus hämoglobinfreien runden Zellen mit grossem Kern und schmalem basophilem Plasmasaum hervorgehen. Die Entwicklung geht dabei folgendermassen vor sich: Zuerst verändert sich das Protoplasma; der Plasmasaum wird zunächst ein wenig breiter und sehr stark basophil. Dann wird die Zelle allmählich immer grösser und ändert dabei ihre Form: aus der runden geht sie in die ovale Form über. Dies geschieht unter ständiger Zunahme des Plasmas, das allmählich seinen Färbungscharakter wechselt: der ursprünglich bei Giemsafärbung stark blaue Ton geht zunächst in einen grünen über, um im fertigen Zustand einem gelblichen Ton Platz zu machen. Der Farbenwechsel ist bedingt durch das Auftreten und die zunehmende Ausbildung des Hämoglobins. In welcher Weise dieser Prozess vor sich geht, ist nicht mit Bestimmtheit zu erkennen; auffallend ist in allen hierfür in Betracht kommenden Übergangsstadien (Fig. 1 d—g) die eigentümliche fleckige Beschaffenheit des Plasmas, die vor allem in der unmittelbaren Umgebung des Kernes auftritt (d und f) und sich oft in der Form von Strassenbildung äussert. Das legt die Vermutung nahe, dass der Kern in irgend einer Weise bei der Bildung des Hämoglobins eine Rolle spielt. An der Umformung der Zelle selbst nimmt auch der Kern teil und zwar verändert sich seine Form und seine Struktur. Er zieht sich in die Länge und geht so allmählich aus der runden in die ovale Form über; während zuerst keine deutliche Anordnung der chromatischen Substanz erkennbar ist, sammelt sich diese im Verlaufe der Zellumformung

zu einem erst feineren und weitermaschigen Gerüstwerk, das schliesslich zu gröberen, schollenartigen Balken zusammenklumpt. Diese ganze Entwicklung vollzieht sich im strömenden Blute und zwar finden sich die einzelnen Formen oft in ausserordentlich grossen Mengen. Am häufigsten traf ich sie bei jungen Bufonen; hier fällt es nicht schwer, in ein und demselben Präparat, ja sogar im gleichen Gesichtsfeld, die meisten der aufgezählten Stadien nebeneinander zu finden.

Die Ansicht, dass die roten Blutkörperchen der Amphibien aus hämoglobinfreien runden Zellen mit grossem Kern und schmalem Plasmasaum sich entwickeln, haben nun schon einige Autoren ausgesprochen (siehe oben). An erster Stelle ist hier Löwit (16) zu nennen, welcher im Tritonblute und -milz hämoglobinfreie Zellen mit grossem rundem Kern als Anfangsform beschreibt; ebensolche Elemente hat Phisalix (22) in der Tritonmilz gefunden. Auch die Angaben Müllers (18) stimmen mit den meinigen fast völlig überein. Er beobachtete gleichfalls im strömenden Blute des Tritons kugelige Zellen mit einem grossen Kern. Ferner fand er an Trockenpräparaten des Milzsaftes Zellen, deren Kern den grössten Teil des Zellkörpers einnimmt, sodass bloss ein schmaler Plasmasaum übrig bleibt. Er meint, dass diese Zellen sich leicht von den einkernigen Leucocyten ableiten lassen und beschreibt Übergänge von diesen Zellen des Leucocytentypus zu Zellen der Erythroblastenreihe.

Pappenheim (21) hat eine ähnliche Meinung ausgesprochen, er sagt, dass man mit Leichtigkeit im Blute und in der Milz von Siredon pisciformis und Salamander Übergänge von „kleinen und grossen Lymphocyten“ zu roten Blutkörperchen fände. Auch Jolly (12) berichtet ähnliches; er fand im strömenden Tritonblute Zellen mit grossem rundem Kern, welche kein Hämoglobin enthalten und rechnet sie zu den lymphocytären Elementen, aus denen rote und weisse Blutkörperchen sich entwickeln. Auch bei den übrigen Blutkörperchen mit Dauerkern wurden die gleichen Entwicklungsreihen schon beschrieben. So hat Bryce (2) bei Lepidosiren gefunden, dass es eine indifferente Stammzelle gibt, aus welcher sowohl die roten wie die weissen Blutkörperchen sich entwickeln und für die Vögel kommt Dantschakoff (4) zu denselben Resultaten. Sie fand bei Hühnerembryonen Zellen, die sie als definitive Erythroblasten bezeichnet; diese Zellen sind

kleiner als die Lymphocyten und haben einen schmalen Protoplasmasaum, welcher basophil gefärbt ist; allmählich verlieren diese Zellen ihre Basophilie; an frischen ungefärbten Präparaten bekommen sie einen deutlichen gelben Ton. „Es ist klar, dass es sich hier um Ausarbeitung von Hämoglobin handelt", sagt Dantschakoff.

Neben solchen Autoren, die eine Bildung der roten Blutkörperchen aus hämoglobinfreien, lymphocytähnlichen Elementen nicht nur in der allerersten Zeit der Differenzierung der Blutzellen, sondern auch in späteren Stadien und dauernd annehmen, gibt es auch noch Forscher, die die Ansicht vertreten, dass die roten Blutkörperchen stets auf dem Wege der Mitose aus ebensolchen hämoglobinhaltigen Zellen entstehen. Diese These wurde besonders von Bizzozero verteidigt. Aus seiner Beobachtung, dass Mitosen in zweifellos hämoglobinhaltigen Zellen reichlich vorkommen, schloss er den anderen Entwicklungsmodus aus und erklärte seine Annahme für unnötig, da eine Herkunftsquelle, nämlich eben die der mitotischen Teilung schon gebildeter Erythrocyten, völlig genüge. Gegen diese Auffassung hat sich schon früher Weidenreich (30) mit folgenden Worten gewandt: „Ich kann die Berechtigung einer derartigen Schlussfolgerung nicht anerkennen; dieser Standpunkt wäre nur dann gerechtfertigt, wenn man das Hämoglobin als ein Zellorgan ansieht, das also auf die Tochterzelle stets mit übertragen werden muss und ohne das die Zelle kein rotes Blutkörperchen werden könnte. Nun scheint aber doch sicher zu sein, dass der Blutfarbstoff ein Elaborat der Zelle ist, eine spezielle Umbildung oder Sekretform des Protoplasmas, denn es entsteht ja in der allerersten Entwicklung auch aus farblosem Zellplasma; was also der Tochterzelle mitgegeben wird, ist die besondere Differenzierungsmöglichkeit ihres Plasmas in bestimmter Richtung, daraus folgt aber absolut nicht notwendig, dass Hämoglobin bereits für die Teilung gebildet sein muss, sondern nur dass es gebildet sein kann." „Aus diesen Erwägungen heraus möchte ich glauben, dass mit dem Nachweis der Teilung hämoglobinhaltiger Zellen nicht entschieden ist, dass nicht auch andere indifferente Zellen Hämoglobin produzieren können; vielmehr scheinen mir diese Beobachtungen nur dahin deutbar zu sein, dass der Hämoglobingehalt allein kein Teilungshindernis darstellt."

Nun lehren die Beobachtungen am Blute junger Amphibien, dass in der Tat auch Mitosen hämoglobinhaltiger Zellen selbst in der Zirkulation rehr reichlich vorkommen. Ich habe Gelegenheit gehabt, eine grosse Anzahl solcher Teilungen in allen Phasen festzustellen. Dabei ergab sich als besonders bedeutungsvoll, dass die Mitose keineswegs mit einem bestimmten Hämoglobingehalt der Zellen zusammenfällt.

In Fig. 2a ist eine Teilungsfigur wiedergegeben, die zwei kleine Tochterzellen erkennen lässt, die sich eben voneinander getrennt haben — man sieht noch die einander zugekehrten Ausziehungen des Plasmaleibs angedeutet; das Plasma ist hier stark basophil, aber seine schon leicht grünliche Färbung verrät die eben begonnene Ausbildung von Hämoglobin. Charakteristisch ist auch hier die fleckige Beschaffenheit des Plasmas. In Fig. 2b ist eine grössere Zelle im Stadium der Äquatorialplatte abgebildet; das Plasma hat hier schon einen ausgesprochenen grünblauen Ton, ist also hämoglobinreicher, die Flecken sind auch hier noch deutlich vorhanden. Die gleiche Phase aber in einer wieder viel hämoglobinreicheren Zelle stellt Fig. 2c dar; das Plama ist hier rein hellgrün, lichter und ohne Flecken homogen; die Chromosomen heben sich infolgedessen ausserordentlich deutlich ab. Sehr interessant ist endlich die Mitose in Fig. 2d; hier handelt es sich um eine ziemlich grosse Zelle im Knäuelstadium, die nahezu schon alle Charaktere eines ausgebildeten roten Blutkörperchens aufweist. Sie besitzt schon die typische ovale Form und ebenso lässt der Kern, dessen Chromatin bereits in Schleifen angeordnet ist, die ovale Form des ausgebildeten Zustandes noch deutlich erkennen. Das Plasma ist hier gleichmässig homogen und hellgrün gefärbt.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich also, dass das Hämoglobin kein Zellbestandteil sein kann, der als ein schon differenziertes Zellorgan auf die Tochterzelle übertragen wird; denn die Mitosen finden sich in Zellen mit durchaus verschiedengradigem Hämoglobingehalt. Die sich teilenden Zellen können unschwer den oben beschriebenen verschiedenen Entwicklungsstadien eingereiht werden. So entspricht die Mitose Fig. 2a dem 3. oder 4. Stadium der Fig. 1 (c und d); die Mitose b dem 5. oder 6. Stadium der Fig. 1 (e und f) und die Mitose d dem 7. oder 8. Stadium der Fig. 1 (g und h). Demnach beweist das Vor-

kommen von Mitosen in hämoglobinhaltigen Zellen nur das eine, dass die Ausbildung des Hämoglobins allein keine morphologische Degeneration der Zelle bedeutet, und die Erythrocyten mit geringem und mit reichlichem Hämoglobingehalt teilungsfähig sind. Dass die Erythrocyten aber andererseits auch aus hämoglobinfreien lymphocytären Formen dauernd neu gebildet werden, bleibt unbestreitbar; ja gerade der Nachweis von gleichen Mitosenphasen in den einzelnen Entwicklungsformen mit verschiedengradiger Ausbildung des Hämoglobins stellt einen weiteren Beweis für eben diese Entwicklung dar.

II. Morphologie und Entwicklung der weissen Blutkörperchen.

1. Morphologie der Leucocyten.

Bei der Beschreibung und Gruppierung der im Amphibienblut vorkommenden weissen Blutkörperchen empfiehlt es sich, in Anlehnung an die bei den Säugetieren übliche Einteilung zunächst zwischen solchen Zellen zu unterscheiden, deren Protoplasma deutlich umschriebene Granulationen enthält und solchen, die mit keiner der üblichen Färbungsmethoden eine distinkte Körnelung erkennen lassen. Wenn dabei sich auch gegenüber den Säugetierleucocyten Unterschiede ergeben, so erleichtert doch eine derartige Einteilung die Vergleichung der Formen mit den gewohnten Elementen des Säugerblutes. Demnach kann man ungranulierte und granulierte Leucocyten getrennt betrachten.

a) Ungranulierte Leucocyten.

Von den ungranulierten Leucocyten gibt es wieder viererlei verschiedene Formen, die nach ihrer Ähnlichkeit mit den bei den Säugetieren vorkommenden folgendermaßen zu unterscheiden sind:

1. Kleine lymphocytäre Form (Fig. 1 a und 3 a).
2. Grosse lymphocytäre Form (Fig. 3 b, c, d).
3. „Polymorphkernige“ Leucocyten (Fig. 3 f, g, h).
4. Kleine längsovale Zellen mit ovalem Kern, die Spindelzellen der Autoren.

b) Granulierte Leucocyten.

Auch bei den granulierten Leucocyten folgt man am besten der Unterscheidung, wie sie bei den Säugern üblich ist.

1. Eosinophile (grobgranulierte) Leucocyten (Fig. 4).
2. Mastleucocyten (basophile Leucocyten) (Fig. 5).
3. Pigmentleucocyten (Fig. 6); eine bei den Säugetieren im Blute fehlende Form.

a) Ungranulierte Zellen.

1. Die kleine, lymphocytäre Form, die in jedem Blutpräparat stets in sehr grosser, bei vielen Arten in überwiegender Zahl angetroffen wird, stellt (Fig. 1 und 3 a) eine kleine runde Zelle mit einem grossen Kerne dar. Der Kern ist so gross, dass er fast den ganzen Zelleib einnimmt. Der Form nach ist der Kern nicht immer rund, sondern in einigen Fällen leicht eingebuchtet. Seine Struktur zeigt kein ganz deutliches Chromatingerüst. Der Plasmasaum dieser Zelle ist sehr schmal und basophil gefärbt; das Plasma bildet oft kurze Fortsätze, die auf amöboide Bewegung hindeuten. Rings um den Kern findet sich oft eine hellere plasmatische Zone, wie sie Weidenreich (34) ähnlich bei den menschlichen Lymphocyten beschrieben hat (Fig. 3 a). Der Grad der Basophilie des Plasmas variiert und ist in der gleichen Zelle an verschiedenen Stellen oft mehr oder weniger ausgeprägt. Diese kleine lymphocytäre Form unterscheidet sich in ihrem morphologischen Charakter nicht von den Lymphocyten der Säuger Ehrlichscher Nomenklatur. Auch Dekhuyzen (5) hat im Triton- und Froschblute diese Zellen gefunden und als „feinkörnige Leucoblasten“ bezeichnet. Grünberg (10) beschreibt gleichfalls kleine runde Zellen im Froschblute, die er mit dem Namen „kleiner Leucocyt“ belegt. Nach Maximow (17) findet sie sich auch im Axolotlblut; er nennt sie einfach Lymphocyt.

2. Die grössere Form der lymphocytären Elemente (Fig. 3 b, c, d) kommt im Amphibienblut viel weniger häufig als die kleine vor. Sie stellt gleichfalls eine runde, aber grössere Zelle dar. Der Kern ist entweder rund, gross und zentral gelegen, oder aber mehr länglich und dann oft mehr oder weniger exzentrisch; seine Struktur weist ein deutlicheres Chromatingerüst auf (Fig. 3 b). Der Plasmaleib ist breiter als bei der kleinen Form, von wechselnder Grössenentfaltung und zeigt in den zentralen Partien hellere Stellen, während der Rand meist stärker basophil ist (Fig. 3 c). Allerdings gibt es auch

solche Zellen, deren Plasma überall nur schwach basophil gefärbt ist (Fig. 3 d). Diese Zellen werden von den Autoren nicht besonders berücksichtigt, sondern entweder einfach den Lymphocyten zugerechnet, oder auch — die ganz grossen Formen — den polymorphkernigen (feingranulierten) Leucocyten. Diese Zellelemente entsprechen in ihrem morphologischen Verhalten den grossen Lymphocytenformen der Säuger.

3. Die „polymorphkernigen Leucocyten" der Amphibien sind grosse Zellen (Fig. 3 e). Der Kern ist entweder kompakt hantel- oder hufeisenförmig (Fig. 3 e), oder gelappt und zwar zwei-, drei- oder mehrlappig (Fig. 3 g, h); seine Lage ist stets eine exzentrische. Die Struktur des Kernes zeigt weder im kompakten noch im gelappten Zustande irgendwelche Besonderheiten. Die Lappen sind von verschiedener Form und Grösse: in einigen Fällen ist der Beginn der Lappung eben erst angedeutet, der Kern ist hantelförmig (Fig. 3 f), in anderen Fällen sind die Lappen nur noch durch dünne Chromatinfäden miteinander verbunden (Fig. 3 g, h). Auffallend ist, dass beim Salamander und Triton, bei denen die polymorphkernigen Leucocyten sich überhaupt in grösserer Anzahl finden als bei den Anuren, die Lappung einen höheren Grad erreicht. Das Plasma dieser Leucocyten ist sehr breit und nur schwach basophil gefärbt. Im Zentrum der Zelle sind — bei der angewandten Methode — zuweilen Diplosomen nachzuweisen (Fig. 3 e). Distinkte Granula sind in diesen Zellen nicht vorhanden, dagegen kann man eine mehr oder weniger deutlich ausgesprochene allgemeine granuläre Beschaffenheit des Plasmas unterscheiden. Auch Grünberg (10) fand im Tritonblute ähnliche Zellen, die er als grosse Leucocyten mit zusammengerollten und gelappten Kernen bezeichnet. Maximow (17) beschreibt sie beim Axolotl als Leucocyten mit stark polymorphem Kern.

Wenn wir ein Analogon der polymorphkernigen Leucocyten der Amphibien bei den Säugern suchen wollen, so kommen unter den letzteren nur die feingranulierten Leucocyten (die polynukleären Ehrlichs) in Betracht. Die Kernformen dieser letzteren Elemente sind erst von Weidenreich (33) in einer eingehenden Untersuchung näher beschrieben worden. Wie ein Blick auf unsere Fig. 3 e—h zeigt und ein Vergleich mit den entsprechenden Typen in Weidenreichs Zusammenstellung,

handelt es sich um die gleichen Kernbilder und Zellen. Allerdings sind bei den Säugern — wenigstens bei den meisten Arten — in diesen Zellen deutlich nachweisbare Granula vorhanden, die denen der Amphibien fehlen. Da die Zellen aber sonst, besonders auch wie Maximow (17) wieder gezeigt hat, in ihrem biologischen Verhalten durchaus einander entsprechen, beweist die Tatsache ihres Fehlens nur den geringen morphologischen Wert der Körnelung für die Zellgruppierung.

4. Von einer Besprechung der Spindelzellen soll hier Abstand genommen werden. Nur eine Beobachtung möchte ich hervorheben, nämlich dass in vielen Fällen die Spindelzellen kaum von den kleinen Lymphocyten zu unterscheiden sind, ein Moment, auf das auch schon Dekhuyzen (5) aufmerksam gemacht hat. Dieser Autor unterscheidet zwischen Thromboblasten und Leucoblasten; erstere sind die Vorstufen der Spindelzellen, letztere sind Lymphocyten und die Vorstufen der polymorphkernigen Leucocyten. Ein Blick auf seine Abbildungen zeigt aber, dass seine Thromboblasten und Leucoblasten morphologisch die gleichen Zellen sind, dass also nahe Beziehungen bestehen zwischen Lymphocyten und Spindelzellen (cf. seine Fig. 12 mit 24 und 25; 13 und 17 mit 23; 15 mit 26). Dekhuyzen äussert sich hierüber folgendermassen: „Bei den feinkörnigen Leucoblasten und Thromboblasten kommen in den jüngsten Stadien einzelne Zellen zur Beobachtung, deren Zugehörigkeit mehr oder weniger unsicher ist.“ Trotzdem dürften diese Zellen, meint er, aber nicht als indifferente Elemente bezeichnet werden, weil bei den ausgebildeteren Formen beträchtliche morphologische und physiologische Gegensätze bestünden. Allein das ist kein Grund für eine morphologische und genetische Trennung der indifferenten Formen.

b) Granulierte Zellen.

1. Die Leucocyten mit eosinophilen Granula (Fig. 4) sind grosse Zellen. Ihr Kern ist bei den in der Zirkulation zur Beobachtung gelangenden Formen meist deutlich gelappt, in der Mehrzahl zeigt er zwei Lappen (Fig. 4 a, c, d), sehr selten kommen drei oder mehr vor. Die Lappen sind von verschiedener Grösse und haben eine kugelige, ovale oder unregelmässige Form (Fig. 4 a, c); entweder sind sie durch eine breite Kernsubstanz-

brücke miteinander verbunden oder aber sie hängen nur noch durch dünne Chromatinfäden zusammen. Die Lage des Kernes ist meist exzentrisch. Das Plasma ist sehr breit, schwach basophil gefärbt und vor allem dadurch in typischer Weise charakterisiert, dass es distinkte Granula enthält, die sich in saueren Farbstoffen tingieren lassen.

Die Grösse der Granula wechselt, während beim Frosch oft das Plasma mit zahlreichen staubförmigen Granula neben grösseren und ganz grossen wie besät erscheint (Fig. 4 d), finden sich bei Salamander und Triton meist mehr gleichmässig kleinere Körner und andererseits bei Bufo oft sehr grosse Einlagerungen. Die Form der Granula ist im allgemeinen rundlich oder oval; liegen sie dicht beieinander, so platten sie sich auch wohl gegenseitig ab. Bei Bufo kommen sehr oft eigentümliche Körner zur Beobachtung, die bei Betrachtung von der Seite wie kleine Näpfe, ähnlich den von Weidenreich (31) beschriebenen hämoglobinhaltigen Blutplättchen des Menschen, aussehen (Fig. 4 a, b, c). Eine Besonderheit dieser Granula ist auch das Vorkommen eines oder mehrerer heller vakuolenartiger Flecke; hellere Zentren mit ringartiger Anordnung der gefärbten Substanz sind schon wiederholt in eosinophilen Granulationen beschrieben worden und es fragt sich, ob nicht alle diese Erscheinungen auf Eindellungen zurückzuführen sind, so dass hier ähnliche optische Bilder vorliegen, wie bei den napfförmigen Erythrocyten der Säuger und ihrer Betrachtung von oben oder von der Seite her. Was die Zahlenverhältnisse der Granula angeht, so sind sie auch sehr verschieden; bei Bufo habe ich 30 Granula in einer Zelle gezählt, in anderen Fällen findet sich die doppelte Zahl und mehr. Nach Dekhuyzen (5) sollen die eosinophilen Leucocyten des Froschblutes in der Kernform den feinkörnigen Leucocyten nahe stehen. Niegolewski (20) will überhaupt im Amphibienblute keine eosinophilen Zellen gefunden haben. Im Axolotlblute hat Maximow (17) gleichfalls eosinophile Zellen gefunden, die den oben beschriebenen ähnlich, nur der Kern soll beim Axolotl meist nierenförmig sein. In neuerer Zeit hat Loewenthal (15) die eosinophilen Leucocyten bei verschiedenen Tierarten untersucht, von Amphibien beschreibt er sie bei Frosch, Kröte und Salamander. Allein seine Abbildungen beweisen, dass die von ihm benutzte Methode sich wenig zu eignen scheint. Vergleichen

wir unsere Ergebnisse über die eosinophilen Zellen der Amphibien mit denen der Säuger, so finden wir, dass der Kern der eosinophilen Leucocyten in bezug auf seine Form dieselben Merkmale wie der der Säuger zeigt; er ist nach Weidenreich, verglichen mit dem der polymorphkernigen oder feingranulierten Leucocyten, ausserordentlich wenig variierend.

2. Die Mastleucocyten des Amphibienblutes (Fig. 5) stellen meistens runde oder ovale Zellen dar und finden sich häufig als kleine (Fig. 5 c), oft auch als grössere Formen (Fig. 5 d, f). Der Kern ist stets gross und einfach kompakt, sehr selten gelappt. Der einfache Kern ist meistens rund (Fig. 5 a, f, c), manchmal ist er beiderseits eingebuchtet (Fig. 5 b) oder er weist eine längliche Form auf (Fig. 5 f, e, d); stärkere Ausbuchtungen sind häufig, es finden sich dann zwei oder drei (Fig. 5 f, g). Lappenbildung mit Segmentierung, wobei die einzelnen Lappen nur durch feine Chromatinfäden verbunden bleiben, wurde niemals beobachtet. Was die Struktur des Kernes angeht, so tritt das Chromatingerüst mehr oder weniger deutlich hervor. Das Plasma der Mastleucocyten bildet meist nur einen verhältnismässig schmalen Saum, der deutlich basophil gefärbt ist (Fig. 5 a, b, d); oft ist das Plasma ziemlich breit (Fig. 5 d, e, f). In einigen Fällen kann die Basophilie fast vollständig verloren gehen. Das Plasma ist durch die Einlagerung von besonderen Granulationen charakterisiert. Die letzteren variieren ausserordentlich in der Zahl: manchmal finden sie sich nur sehr spärlich (Fig. 5 a, b), manchmal in grosser Anzahl (c, d, e); der Form nach lassen sich runde, ovale und strich- oder stäbchenförmige unterscheiden, diese Formen wechseln in ein und derselben Zelle (Fig. 5 c, e). Auch in der Grösse variieren die Granula sehr stark: neben ziemlich groben Körnern (e, e) sieht man wieder ganz kleine liegen; oft liegen sie dicht zusammengedrängt und in Klumpen beieinander (f, g) oder aber sie sind gleichmässig im Plasma zerstreut (Fig. 5 d, e).

Dekhuyzen (5) beschreibt im Triton- und Froschblut basophile Leucocyten mit kugeligem Kern und kugeligen, stäbchenförmigen Granulationen. Nach Grünberg (10) sollen die Mastzellen des Tritonblutes einen kreisrunden oder eingebuchteten zentral gelegenen Kern haben, der von Granula überdeckt ist.

Im Axolotlblut hat Maximow (17) ähnliche Zellen gefunden, welche in ihrem Protoplasma grobe, rundliche Körner haben.

Meine Befunde über die Mastleucocyten des Amphibienblutes haben also ergeben, dass sie meistens eine runde Zelle mit grossem, einfachem rundem oder mit breiten Fortsätzen versehenem Kern und basophilem, mehr oder weniger breitem Plasma darstellen. Vergleichen wir die Mastleucocyten der Amphibien mit denen der Säuger, so ergibt sich folgendes: Die Mastleucocyten des gesunden Menschen ähneln denen des Amphibienblutes am meisten, auch hier ist, wie Weidenreich (32, 33) gezeigt hat, der Kern fast stets kompakt und zeigt durchaus ähnliche Fortsatzbildungen; hier wie dort variieren besonders auch die Granula in Zahl, Form und Grösse ausserordentlich. Im Meerschweinchenblute weisen dagegen die Mastzellen einen ganz anderen Charakter auf. Da die Säuger noch nicht auf die verschiedenen Typen der Mastleucocyten hin untersucht wurden, lässt sich ein Vergleich auf grösserer Grundlage nicht durchführen. Jedenfalls ähneln die Mastleucocyten des Amphibienblutes in allem mehr dem menschlichen Typus als dem des Meerschweinchens (siehe Weidenreich [32, 33]).

3. Die an der Einlagerung braun gefärbter Körner leicht kenntlichen Pigmentleucocyten kommen sehr spärlich im Amphibienblute vor. Sie sind Zellen von verschiedener Grösse und verschiedenem Aussehen des Kernes. Die kleinen Zellen haben mehr den lymphocytären Charakter: sie sind rund (Fig. 6 a); der Kern ist gross und nimmt beinahe den ganzen Zelleib ein, seiner Form nach ist er kompakt, rund oder bohnenförmig. Das Plasma bildet nur einen wenig breiten Hof um den Kern und ist dicht mit Granulationen erfüllt. Diese braun-schwarz gefärbten Granula sind sehr zahlreich, dicht gedrängt und ziemlich klein; ihrer Form nach sind sie rund und in der Grösse sehr gleichmässig (Fig. 6 a). Die grösseren Pigmentzellen zeigen entweder den Typus der grossen lymphocytären Formen (Fig. 6 b) oder den der polymorphkernigen Leucocyten (Fig. 6 c); im ersteren Fall haben sie einen kompakten länglichen, oft bohnenförmigen Kern, der exzentrisch gelegen ist und ein undeutliches Chromatingerüst erkennen lässt. Das Plasma dieser Zellen ist schwach basophil und enthält oft nur wenige Granula von verschiedener Grösse, unter denen neben runden auch längliche oder ovale Formen vorkommen (Fig. 6 b). Die Pigmentleucocyten mit gelapptem Kern sind grosse Zellen (Fig. 6 c). Der Kern ist zwei- oder mehr-

lappig und liegt exzentrisch; die Lappen sind nicht gleich gross und stets durch dünne Chromatinfäden verbunden; der Kern ähnelt also durchaus in seinem Verhalten den Kernen der polymorphkernigen Leucocyten. Der Plasmaleib ist sehr breit und ganz schwach basophil gefärbt (Fig. 6 c). Die Granulationen sind hier meist spärlich und von derselben verschiedenen Form und Grösse wie bei dem vorausgehend beschriebenen Typus.

In neuester Zeit versucht Prenant (23) wieder, wie vor ihm schon einige Autoren, das Pigment der Amphibien direkt vom Blutfarbstoff abzuleiten, wofür ihm der Nachweis von Blutkörperchenresten bezw. Hämoglobin in den Pigmentzellen der Amphibien zu sprechen scheint; ich bin nicht in der Lage gewesen, solche Reste in den Pigmentleucocyten feststellen zu können, womit aber nicht gesagt sein soll, dass sie nicht vorkommen.

2. Homologisierung mit den Leucocyten der Säuger.

Vergleichen wir nun zusammenfassend die farblosen Zellen des Amphibienblutes mit den weissen Blutkörperchen der Säuger in bezug auf ihren morphologischen Charakter, so lässt sich folgendes feststellen: Teilt man die weissen Blutkörperchen der Säuger in granulierte und ungranulierte Zellen ein und rechnet zu den granulierten die feingranulierten (neutrophilen) Leucocyten, die grobgranulierten (eosinophilen) Leucocyten und die Mastleucocyten und zu den ungranulierten die kleinen und die grossen lymphocytären Formen einschliesslich der „grossen mononukleären Leucocyten“ und „Übergangsformen“ Ehrlichs, so findet man alle diese Formen im Amphibienblute wieder. Es entsprechen die kleinen und grossen lymphocytären Elemente im morphologischen Bilde ebenso einander wie die eosinophilen und die Mastleucocyten; nur die polymorphkernigen Leucocyten machen hiervon eine Ausnahme, insofern sie bei den Säugern Granulationen, die allerdings bei den einzelnen Arten in ihrem färberischen Verhalten stark variieren, besitzen, während sich bei den Amphibien keine distinkte Körnelung nachweisen lässt. Da diese Leucocyten aber in Grösse, Kernform und ihrem biologischen Verhalten, besonders bei der Entzündung, einander durchaus entsprechen, sind sie auch stets als homologe Elemente gedeutet worden.

Es wären demnach die kleinen lymphocytären Formen des Amphibienblutes in Parallele zu stellen, mit den typischen kleinen Lymphocyten Ehrlichscher Nomenklatur; die grossen lymphocytären Formen mit den grossen Lymphocyten „grossen mononukleären Leucocyten“ und „Übergangsformen“; die polymorphkernigen Leucocyten mit den feingranulierten (neutrophilen) Leucocyten; die eosinophilen mit den grobgranulierten und die Mastleucocyten mit den Mastleucocyten (basophilen Leucocyten). Die letzteren Zellen der Amphibien sind aber nach dem oben Gesagten dem menschlichen Typus einzureihen und entsprechen weder im Verhalten des Kernes noch in dem der Granulationen dem Zelltypus, der sich z. B. beim Meerschweinchen findet. Pigmentleucocyten finden sich bei den Säugern überhaupt nicht.

3. Entwicklung der Leucocyten.

Unsere an jungen Tieren gewonnenen Präparate lassen aber auch Schlüsse zu auf die Entwicklung der einzelnen Leucocytenformen, speziell auf die der polymorphkernigen Leucocyten und die der Mastleucocyten. Genau so wie für die roten Blutkörperchen lassen sich auch hier in der Zirkulation Zellformen finden, die eine ununterbrochene Entwicklungsreihe darstellen. Dass auch die kleinen lymphocytären Formen durch kontinuierliche Reihen mit den grösseren verbunden sind, ergibt die Betrachtung der Fig. 3 (a—d) ohne weiteres; es lassen sich hier die gleichen Reihen aufstellen, wie sie Weidenreich (34) erst für die entsprechenden Elemente der Lymphzellen der Säuger angegeben hat. Bei den Amphibien ist es weniger die Umformung des Kernes als die Grössenzunahme des Plasma, die das charakteristische Moment der Entwicklung ausmacht.

Für die polymorphkernigen Leucocyten ist die Ausgangsform eine kleine runde Zelle mit einem grossen Kern und wenig Protoplasma (Fig. 3 a), zeigt also den Typus der kleinen Lymphocyten. Der Kern nimmt fast den ganzen Zelleib ein; der Plasmasaum ist sehr schmal und basophil gefärbt. Die Entwicklung zu den polymorphkernigen Leucocyten geht nun in der Weise vor sich, dass die Zelle immer grösser wird (Fig. 3 b, c, d, e); dabei ändert der Kern seine Form: von der runden geht er in eine mehr gedrungen bohnenförmige und weiter in die Nieren- und Hantelform (Fig. 3 e, f) über, um schliesslich in einzelne zusammen-

hängende Lappen abgeschnürt zu werden (g, h). Aus der ursprünglichen zentralen Lage des Kernes wird eine deutlich exzentrische. Der Plasmaleib wird dabei allmählich immer breiter und verliert fast vollständig die Basophilie — so entsteht ein polymorphkerniger Leucocyt. Die Umformung des Kernes vollzieht sich also bei den Amphibien in durchaus gleicher Weise wie bei den Säugern (siehe Weidenreich); auch hier ist die Ausgangsform eine Zelle mit verhältnismässig grossem kompaktem Kern, der Myelocyt der Autoren. Während aber bei den Säugern der Prozess der Umformung in den Blutorganen vor sich geht und andererseits noch durch die Ausbildung von Granulationen kompliziert wird, verläuft er bei den Amphibien zum Teil wenigstens in der Zirkulation und ist daher auch gerade wegen des Mangels von Granula leichter konstatierbar. Allerdings sind die Zwischenformen im Blute nicht gerade häufig, wie denn überhaupt die polymorphkernigen Leucocyten, speziell bei jungen Anuren, an Zahl nicht besonders hervortreten. Ich möchte betonen, dass schon Neumann (19) im Froschblut die Entwicklung der polymorphkernigen Leucocyten aus lymphocytären Elementen ebenfalls beobachtet hat.

Auch die Entwicklung der Mastleucocyten lässt sich im strömenden Blute verfolgen. Auch hier ist der Ausgangspunkt die gleiche kleine lymphocytäre Zelle mit grossem rundem Kern und schmalem basophilem Plasmasaum (Fig. 5 a). In diesem treten zunächst spärliche kleine unregelmässige Granula auf (Fig. 5 a, b). Die Zelle wird grösser und weiterhin auch der Kern, dieser kann dabei seine runde Form beibehalten (Fig. 5 d, e) oder aber zeigt die Fortsatzbildung, wie sie oben beschrieben worden, ohne jedoch in richtige Lappen zerschnürt zu werden (f, g). Seine zentrale Lage behält er bei. Das Plasma wird breiter und nimmt an Basophilie ab. Die Ausbildung der Granula scheint in keiner Beziehung zu stehen zu der Zell- und Kerngrösse.

Es lässt sich also nachweissen, dass die Mastleucocyten der Amphibien aus lymphocytären Elementen durch besondere Umbildung entstehen. Wie Weidenreich (32, 33) für die Mastleucocyten der Säuger vom menschlichen Typus gezeigt hat, ist auch hier die Ausgangsform ein Lymphocyt; die dort speziell bei pathologischen Formen zu beobachtende Mitbeteiligung des Kernes bei der Granulabildung lässt sich bei den Amphibien nicht deutlich erkennen.

Es liegt die Versuchung nahe, auch für die Pigmentleucocyten eine ähnliche Entwicklungsreihe aufzustellen, wie für die eben genannten beiden Leucocytenformen. Das Anfangsstadium der Entwicklung wäre dann hier auch die kleine runde Zelle (Fig. 6 a) mit grossem Kern. Allmählich vergrössert sich diese Zelle, indem sie besonders an Plasmamasse zunimmt, während der Kern in der gleichen Weise wie bei den polymorphkernigen Leucocyten in die gelappte Form übergeht (Fig. 6 c).

Was die eosinophilen Leucocyten angeht, so konnten hier im strömenden Blute keine Formen nachgewiesen werden, die als Entwicklungstadien in dem oben angegebenen Sinne gedeutet werden könnten.

III. Zahlenmässiges Vorkommen der einzelnen Leucocytenformen.

Über das zahlenmässige Vorkommen der einzelnen Leucocytenformen im Amphibienblute existieren bis jetzt keinerlei Angaben und doch ist es von ausserordentlicher Wichtigkeit, zu wissen, in welchem Prozentsatz die verschiedenen Formen zueinander stehen, weil dadurch besonders bei einem Vergleich mit den Säugern wesentliche Schlüsse für die Bewertung der Zellarten und ihre Beziehungen zueinander gezogen werden können.

Die Zählung der Leucocyten wurde in der Weise vorgenommen, dass ich eine Reihe von Präparaten verschiedener Tiere durchzählte und dann die Mittelzahlen aus einer grösseren Anzahl von Zählungen für jede Leucocytenform feststellte. Allerdings war es bei der Zählung der Lymphocyten nicht immer leicht, eine Abgrenzung von den Spindelzellen zu finden, weil unter Umständen sehr viele Formen im Blute vorkommen, deren Zugehörigkeit zu der einen oder der anderen Art — wie schon oben hervorgehoben wurde — schwer zu bestimmen ist. Um hier ganz sicher zu gehen, wurden solche zweifelhaften Zellen den Spindelzellen zugerechnet. Die grossen lymphocytären Formen wurden den kleinen zugezählt.

Wie der beiliegenden Tabelle zu entnehmen ist, hat sich bei diesen Zählungen folgendes ergeben: Bei den Anuren und zwar jungen Bufonen machen die lymphocytären Formen 80,6% der Gesamtzahl der weissen Blutkörperchen aus; bei erwachsenen Bufonen dagegen ist die Zahl der Lymphocyten geringer und

Amphibien.

		Lymphocyt.-Form	polymorphk. Leucocyten	eosinophile Leucocyten	Mast-leucocyten	Pigment-Leucocyten
Anuren	Bufo jung	80.6	12.8	3.8	2.8	0
	Rana jung	82.6	2.0	9,7	5,7	0
	Bufo ausgewachsen	73.0	18.3	1.3	6.7	0.7
	Rana „	75.2	17.1	5.7	1.9	0
	Rana ausgewachsen	64.0	11.4	20.6 (!)	4.0	0
Urodelen	Triton taeniat. ausgew.	36.9	44.7	0,9	17.5	selten
	Triton crist. „	42.9	52.2	3,7	1,2	0
	Salamandra maculosa	64.3	25.7	10.0	selten	0

Säuger.

Mensch	Neugeboren	56,7	40,7	nach Jolly (13)
	Erwachsener	38.5	60,0	„ „
	„	37,3	61,5	„ Dobrovici (7)
	Greis	29.9	67.1	„ Étienne und Perrin (9)
	„	27,7	70,5	„ Jolly (13)
	„	25,8	73,0	„ Dobrovici (7)
Meerschweinchen	Junge Tiere	65—70	25—30	„ Schilling (26)
	Ausgewachsene Tiere	53	40—55	„ Jolly und Acuna (14)
Rind	14 Tage alt	57,0	37.0	„ Utendörfer (27)
	15 Jahre alt	27.0	63.0	„ „

beträgt 73,0 %; dementsprechend finden sich die polymorphkernigen Leucocyten bei jungen Bufonen zu 12,8 %, beim ausgewachsenen dagegen zu 18,3 %. Von granulierten Leucocyten wurden gezählt: bei jungen Bufonen 3,8 % eosinophile Leucocyten und 2,8 % Mastleucocyten, bei ausgewachsenen Bufonen 1,3 % eosinophile Leucocyten, 6,7 % Mastleucocyten und 0,7 % Pigmentleucocyten. Bei

Fröschen sind die Zahlenverhältnisse ähnliche, wie bei Bufonen. Beim jungen Frosch betrug die Zahl der Lymphocyten 82,6 %, während die polymorphkernigen Leucocyten bloss zu 2 % gefunden wurden; beim erwachsenen Frosch fanden sich dagegen 75,2 % Lymphocyten und 17,1 % polymorphkernige Leucocyten; dabei machen beim jungen Frosch die eosinophilen Leucocyten 9,7 % und die Mastleucocyten 5,7 % aus und beim ausgewachsenen 5,7 % die eosinophilen und 1,9 % die Mastleucocyten. Dass manchmal auch die Zahl der eosinophilen Zellen stark zunehmen kann, zeigen die Zählungsergebnisse bei einem ausgewachsenen Frosch, bei dem sich 20,6 % eosinophile fanden; die polymorphkernigen liessen sich in diesem Falle zu 11,4 % und die lymphocytären Zellen zu 64,0 % feststellen; die geringere Prozentzahl der letzteren Elemente beruht also hier auf einer starken Vermehrung der eosinophilen und nicht der polymorphkernigen.

Bei den Urodelen gestalten sich die Zahlenverhältnisse der weissen Blutzellen anders. Beim ausgewachsenen Triton taeniatus habe ich bloss 36,9 % lymphocytäre Zellen und 44,7 % polymorphkernige Leucocyten gezählt; die eosinophilen Leucocyten betragen nur 0,9 %, die Mastleucocyten dagegen 17,5 %; ähnlich verhält sich Triton cristatus mit 42,9 % lymphocytären Zellen und 52,2 % polymorphkernigen, die eosinophilen Leucocyten machen hier 3,7 % und die Mastleucocyten bloss 1,2 % aus. Bei einem trächtigen Weibchen von Salamandra maculosa fand ich 64,3 % lymphocytäre Zellen gegen 25,7 % polymorphkernige und 10 % eosinophile Leucocyten, während Mastleucocyten hier nur selten nachweisbar waren.

Wir sehen also aus den vorliegenden Zahlen, dass im Blute der von mir untersuchten Anuren und Urodelen, mit Ausnahme der ausgewachsenen Tritonen, die lymphocytären Elemente an Zahl die polymorphkernigen und die granulierten Formen weit übertreffen. Jedenfalls bleiben die polymorphkernigen Leucocyten bedeutend zurück, besonders wenn man ihre Zahl im Säugetierblute berücksichtigt. Ausserdem aber besteht überall eine gewisse Gesetzmässigkeit zwischen der Zahl der lymphocytären Zellen und der der polymorphkernigen; ist jene hoch, so ist diese gering und umgekehrt. Im Gegensatz dazu liess sich, wie die Zahlen zeigen, für die eosinophilen Leucocyten und die Mastleucocyten eine derartige Wechselbeziehung nicht nachweisen; diese variieren vielmehr stark und in weiten Grenzen. Besonders auffallend sind

aber auch die Zahlenverhältnisse der lymphocytären Zellen und der polymorphkernigen Leucocyten zueinander bei jungen und alten Tieren. Bei den jungen steigt die Zahl der lymphocytären Elemente bis zu 82,6%, während sie bei den ausgewachsenen Tieren auf 64% heruntergehen kann; umgekehrt steigt der Prozentsatz der polymorphkernigen Leucocyten von 2% bei jungen Tieren bis auf 18,3% bei ausgewachsenen.

Vergleichen wir unsere Zahlenergebnisse über die weissen Blutzellen der Amphibien mit denen der anderen Tierarten (es liegen leider bisher nur wenige genauere Zahlenangaben vor), so ergibt sich folgendes: Bei Fischen hat Rawitz (24, 25) gefunden, dass die lymphocytären Elemente gegenüber den anderen Leucocytenformen stark überwiegen; Zahlen werden aber nicht angegeben. Bei den Vögeln ist nach Cullen (3) bei manchen Arten der Prozentsatz an Lymphocyten sehr hoch, er kann sogar bis zu 91,9% steigen, während die Zahl der polymorphkernigen Leucocyten entsprechend niedrig ist. Bei den Säugern ist nach den übereinstimmenden Angaben vieler Autoren die Zahl der lymphocytären Elemente gegenüber den polymorphkernigen sehr gering, so besonders beim Menschen; Ehrlich und Lazarus (8) geben z. B. folgende Zahlen für den Menschen an: lymphocytäre Formen 24—29% (Lymphocyten, grosse mononukleäre Leucocyten und Übergangsformen), polymorphkernige Leucocyten 70—72%.

Nun existieren aber noch Untersuchungen, die ausserdem ergeben, dass auch beim Menschen das Alter einen grossen Einfluss auf das Zahlenverhältniss zwischen Lymphocyten und polymorphkernigen Leucocyten hat (s. Tabelle!). So hat Jolly (13) gezeigt, dass im Blute der Neugeborenen 56,7% Lymphocyten und 40,7% polymorphkernige Leucocyten sich finden, beim Erwachsenen dagegen 38,5% Lymphocyten und 60,0% polymorphkernige; endlich beim Greis nur 27,7% Lymphocyten, polymorphkernige 70,5%.

Nach Dobrovicis (7) Angaben sollen beim Erwachsenen 37,3% und beim Greis nur 25,8% Lymphocyten zu zählen sein, gegen 61,5% bezw. 73% polymorphkernige Leucocyten.

Étienne und Perrin (9) geben an, dass beim Greis die Lymphocyten 29,9% betragen und die polymorphkernigen 67,1%.

Aus den Angaben über das Zahlenverhältnis bei Säugetieren verschiedenen Alters beschränke ich mich hier auf folgende Angaben: Schilling (26) fand im Blute junger Meerschweinchen

65—70% Lymphocyten und 25—30% polymorphkernige Leucocyten, Jolly und Acuna (14) fanden beim ausgewachsenen Tiere bloss 53% Lymphocyten und 40—55% polymorphkernige.

Utendörfer (27) gibt an, dass er beim 14 Tage alten Rinde 57% Lymphocyten und 37% polymorphkernige zählte, während er beim 15 Jahre alten Rinde bloss 27% Lymphocyten gegen 63% polymorphkernige Leucocyten feststellte.

Aus allen diesen Zahlen folgt, dass auch bei den Säugern das Alter eine wesentliche Rolle spielt. Beim neugeborenen Menschen ist die Lymphocytenzahl hoch und übersteigt die der polymorphkernigen, beim Erwachsenen geht die Zahl der Lymphocyten herunter, während die der polymorphkernigen entsprechend ansteigt; beim Greis endlich ist die Lymphocytenzahl am geringsten und die der polymorphkernigen Leucocyten am höchsten.

Wie der Mensch, scheinen sich auch andere Säuger in diesem Punkte zu verhalten. Unsere an Amphibien gewonnenen Zahlen lehren, dass es sich hierbei um eine allgemeine Erscheinung handeln dürfte; denn trotz der verhältnismässig geringeren Zahl der polymorphkernigen Leucocyten treten diese bei jungen Tieren den lymphocytären Elementen gegenüber viel stärker zurück, als bei ausgewachsenen, d. h. sie nehmen mit dem Alter an Zahl zu. Es lassen sich also folgende allgemein gültige Sätze formulieren:

1. Bei den niederstehenden Tierformen überwiegen im allgemeinen die lymphocytären Elemente gegenüber den polymorphkernigen Leucocyten.

2. In jedem Fall finden sie sich wieder bei jungen Tieren in einem grösseren Prozentsatz als beim Ausgewachsenen, während sich die polymorphkernigen Leucocyten entsprechend umgekehrt verhalten, und, wie das Beispiel vom Menschen zeigt, treten die Lymphocyten bei hochbetagten Individuen sehr stark zugunsten der polymorphkernigen Leucocyten zurück.

IV. Schlussbetrachtung.

Aus unseren am Amphibienblute gemachten Befunden geht also hervor, dass die polymorphkernigen Leucocyten, die Mastleucocyten und vielleicht auch die Pigmentleucocyten ihre Entwicklung aus einer morphologisch identischen Zelle nehmen; diese Zelle ist klein, rund, hat einen grossen runden Kern und einen sehr schmalen basophilen Plasmasaum. Aber auch für die roten

Blutkörperchen liess sich eine Ausgangsform nachweisen, die genau die gleichen Eigenschaften besitzt, wie die oben beschriebene. Aus einer im morphologischen Bilde identischen Zelle entwickeln sich demnach sowohl die roten wie die weissen Blutkörperchen der Amphibien, wie das schon H. F. Müller, Pappenheim, Jolly, Bryce, Dantschakoff, Maximow, Weidenreich und andere behauptet haben. Diese Ausgangsform wurde in der vorausgegangenen Beschreibung als kleine lymphocytäre Zelle bezeichnet und es kann nicht zweifelhaft sein, dass sie unter Zugrundelegung der bei den Säugern üblichen Benennung als typischer Lymphocyt der Ehrlichschen Nomenklatur aufzufassen ist. Die meisten Autoren, die Amphibienblut untersuchten, haben auch keinen Anstoss daran genommen, die Zelle direkt als Lymphocyt zu bezeichnen. Es ist auch in der Tat nicht einzusehen, warum man morphologisch durchaus gleiche Elemente nicht auch mit dem gleichen Namen benennen soll; trotz der Form- und Strukturverschiedenheit spricht man ja auch von den Erythrocyten der Amphibien und setzt sie in Parallele zu den entsprechenden Elementen des Säugerblutes und überträgt die Art und die Gesetze ihrer Entwicklung ohne Bedenken von der einen auf die andere Form.

Bei den Amphibien lässt sich also zeigen, dass Lymphocyten mit genau den gleichen Charakteren wie die der Säuger keineswegs differenzierte und weiterer Umformung unfähige Zellformen darstellen, wie es von der Ehrlichschen Schule behauptet wird, sondern dass sie gerade die jugendlichen Formen sind, die Ausgangsstadien der Entwicklung sowohl in der Richtung der übrigen Leucocyten wie auch der roten Blutkörperchen.

Zugunsten dieser These sprechen aber vor allem auch die oben mitgeteilten Zahlen, die direkt beweisen, dass die Lymphocyten als Jugendformen der Blutzellen in der Tat sich bei jungen Individuen der Art, gleichgültig ob Amphibien, Säuger und Mensch, in einem grösseren Prozentsatz finden, als in ausgewachsenem Zustande oder im hohen Alter, wo ihre Zahl gerade entsprechend der der polymorphkernigen Leucocyten abnimmt. Diese Beobachtung aus der Ontogenese steht in vollkommenem Einklang zu der Erfahrung der Phylogenese: bei den in der Tierreihe tiefer stehenden Wirbeltieren zeigen im allgemeinen die Lymphocyten einen viel höheren Prozentsatz als bei den höher stehenden, speziell den

Säugern; sie sind also nicht nur ontogenetisch, sondern auch phylogenetisch die vorherrschende ältere Form der Blutzellen, d. h. die Ausgangsform ihrer Entwicklung.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. Schwalbe für die liebenswürdige Erlaubnis der Benutzung des anatomischen Laboratoriums und der Hilfsmittel des anatomischen Institutes meinen ergebensten Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis.

1. Bizzozero, G. und Torre, A. A. (1881): Über die Entstehung und Entwicklung der roten Blutkörperchen. Moleschotts Untersuch. z. Naturl. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 12.
2. Bryce, Th. H. (1905): The histology of the blood of the larva of Lepidosiren paradoxa. Part. II. Haematogenesis. Transact. of the R. Soc. of Edinburgh, Vol. 41, P. II. Nr. 19.
3. Cullen, E. R. (1903): A morphological study of the blood of certain fishes and birds with special reference to the leucocytes of birds. John Hopkins Hosp. Bullet., Bd. 14.
4. Dantschakoff, W. (1908): Über die Entwicklung des Blutes und Bindegewebes bei den Vögeln. Anatomische Hefte, Bd. 37.
5. Dekhuyzen, M. C. (1892): Über das Blut der Amphibien. Verhandl. d. anat. Gesellsch. Wien, 1892, Ergänzungsh. z. Anat. Anz., 7. Jahrg.
6. Denys, J. (1888): Sur la structure de la moelle des os et la genèse du sang chez les oiseaux. La Cellule, Tome 4.
7. Dobrovici, A. (1904): Les leucocytes du sang chez les vieillards. C. r. Soc. Biol., Ann. 56, 1904, I.
8. Ehrlich, P. und Lazarus, A. (1898): Die Anämie. In H. Nothnagels Spez. Patholog. und Therapie, Bd. 8.
9. Étienne, G. et Perrin, M. (1908): Les leucocytes chez un vieillard bien portant. C. r. Soc. Biol., Bd. 65, 1908.
10. Grünberg, C. (1901): Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Leucocyten. Virch. Arch., Bd. 163.
11. Hirschfeld-Kassmann, H. (1908): Beitrag zur vergleichenden Morphologie der weissen Blutkörperchen. Inaug.-Dissert., Berlin 1908.
12. Jolly, J. (1904): Recherches expérimentales sur la division indirecte des globules rouges. Arch. d. Anat. microsc., Tome 6.
13. Derselbe (1897): Sur la proportion des differentes variétés de globules blancs dans le sang normal de l'Homme. C. r. Soc. Biol., Ann. 49.

14. Jolly, J. et Acuna, M. (1905): Les leucocytes du sang chez les embryons des mammifères. Arch. d'Anat. microsc., Bd. 7.
15. Loewenthal, N. (1909): Contribution à l'étude des globules blancs du sang éosinophiles chez les animaux vertébrés. Journal d. l'Anatomie et de la Physiologie. Ann. 45.
16. Löwit, M. (1883): Über die Bildung roter und weisser Blutkörperchen. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss., Wien. Math.-nat. Kl., Bd. 88, III. Abt.
17. Maximow, A. (1906): Über entzündliche Bindegewebsneubildung beim Axolotl. Zieglers Beiträge, Bd. 39.
18. Müller, H. F. (1889): Zur Frage der Blutbildung. Sitzungsber. der K. Akad. d. Wiss., Wien. Math.-nat. Kl., Bd. 98, Abt. III.
19. Neumann, E. (1896): Hämatologische Studien. Virch. Arch., Bd. 143.
20. Niegolewski, von, F. (1894): Die Ehrlichschen Granulationen der weissen Blutkörperchen bei einigen Tierspezies. Inaug.-Dissert. München.
21. Pappenheim, A. (1896): Über die Entwicklung und Ausbildung der Erythroblasten. Virch. Arch., Bd. 145.
22. Phisalix, C. (1902): Rôle de la rate dans la formation des hématies chez les vertébrés inférieurs. C. R. Soc., Biol. Par., Tome 54.
23. Prenant, A. (1909): Observations sur les cellules pigmentaires et sur le pigment des Amphibiens. Compt. rend. de l'Association d. Anatomist. Nancy 1909.
24. Rawitz, B. (1899): Über die Blutkörperchen einiger Fische. I. Selachier. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54.
25 Derselbe (1900): Über die Blutkörperchen einiger Fische. II. Ganoiden und Teleostier. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56.
26. Schilling, V. (1909): Über Kurloffsche Körperchen beim Meerschweinchen. Fol. haemat., Bd. 7.
27. Utendörfer (1907): Über Leucocytose beim Rinde etc. Arch. f. Tierheilkunde, Bd. 33.
28. Van der Stricht, O. (1891): Le développement du sang dans la foie embryonnaire. Arch. du Biologie, Tome 11.
29. Derselbe (1892): Nouvelles recherches sur la génèse des globules rouges et des globules blancs du sang. Arch. de Biol., Tome 12.
30. Weidenreich, F. (1905): Die roten Blutkörperchen II. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 14, 1904.
31. Derselbe (1906): Zur Morphologie der Blutplättchen. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Rostock.
32. Derselbe (1908): Zur Kenntnis der Zellen mit basophilen Granulationen im Blut und Bindegewebe. Fol. Haemat., Bd. 5.
33. Derselbe (1908): Beiträge zur Kenntnis der granulierten Leucocyten. V. Fortsetzung der „Studien über das Blut etc." Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72.
34. Derselbe (1909): Zur Morphologie und morphologischen Stellung der ungranulierten Leucocyten — Lymphocyten — des Blutes und der Lymphe. VI. Fortsetzung der „Studien über das Blut etc." Archiv für mikr. Anatomie, Bd. 73.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVIII.

Die hier dargestellten Präparate sind sämtlich durch Formalindampf-Fixation gewonnen und mit Giemsa-Lösung für Romanowsky-Färbung (näheres siehe Untersuchungsmethoden) gefärbt. Die Zellen sind mit Zeichenapparat bei Objekttischhöhe aufgenommen und zwar mit Apochr. 2 mm, Ok. 8 (Zeiss).

Fig. 1. Entwicklungsreihe der roten Blutkörperchen, mit dem lymphocytären Anfangsstadium beginnend. Aus dem Blute junger Bufonen.

Fig. 2. Mitosen der roten Blutkörperchen in den verschiedenen Phasen ihrer Entwicklung. Aus dem Blute junger Bufonen.

Fig. 3. Entwicklungsreihe der polymorphkernigen Leucocyten, beginnend mit dem lymphocytären Anfangsstadium. a—d aus dem Blute junger Frösche. e—h aus dem Blute alter Bufonen.

Fig. 4. Eosinophile Leucocyten. a aus dem Blute eines alten Bufo, b und c aus dem junger Bufonen, d aus dem Blute eines jungen Frosches.

Fig. 5. Mastleucocyten (basophile Leucocyten); zu beachten die lymphocytären Anfangsformen. a und e aus aus dem Blute junger Frösche, die übrigen aus dem Blute junger Bufonen.

Fig. 6. Pigmentleucocyten aus dem Blute alter Bufonen.

Aus dem zoologischen Institute der k. k. Deutschen Universität in Prag.

Ein Beitrag zur Histologie von Phyllirhoë bucephala Péron & Lesueur mit besonderer Berücksichtigung des Leuchtvermögens des Tieres.

Von

Dr. **Emanuel Trojan,**

Assistenten am zoologischen Institute der k. k. Deutschen Universität in Prag.

Hierzu Tafel XIX und XX und 4 Textfiguren.

Ausgeführt mit Unterstützung der Gesellschaft zur Förderung deutscher Wissenschaft, Kunst und Literatur in Böhmen.

Während meines Aufenthaltes an der Zoologischen Station in Neapel im Frühjahr 1909 hatte ich Gelegenheit, nebst anderen leuchtenden Tieren auch Phyllirhoë bucephala Péron & Lesueur in bezug auf ihr Leuchtvermögen zu studieren. Dieses Tier ist, soweit bisher bekannt, der einzige Pteropode, der eigene Luminiszens zeigt. Es soll damit durchaus nicht gesagt sein, dass das Leuchten unter den Flügelschnecken sonst überhaupt nicht vorkommt. Es wäre dies ein voreiliges Urteil, vor dem gerade die Geschichte der Erforschung von Phyllirhoë warnt. Man liest nämlich, dass dieses Tier bereits Péron 1807 bekannt war. Seit jener Zeit lieferte es bis zum Jahre 1872 Stoff zu nicht weniger als 13 Abhandlungen und zwar von Eschscholtz (1825, 1834), Quoy e Gamaird (1833), Cantraine (1841), Souleyet (1846), Leuckart (1851, 1863), Krohn (1853), Müller (1853), Müller und Gegenbaur (1854), Macdonald (1855), Schneider (1858) und Costa (1863). Manche von diesen Arbeiten, namentlich die von Leuckart, Müller und Gegenbaur, sind geradezu klassisch zu nennen. Doch keine einzige unter diesen oder jenen anderen enthält die geringste Erwähnung von dem Leuchtvermögen des Tieres, das sie zum Gegenstande haben. Der Grund hierfür liegt wohl darin, dass es keinem der Verfasser eingefallen war, Phyllirhoë im Finstern unter Reizen zu beobachten. Wäre dies von den eben besonders hervorgehobenen Autoren Müller und Gegenbaur geschehen,

so wäre die Frage der Luminiszens des Tieres gewiss bereits im Jahre 1854 richtig gelöst worden. Ich werde es nicht versäumen, weiter unten darauf aufmerksam zu machen, wie nahe die genannten Forscher der Lösung des Problems gestanden haben.

Indessen aber war es erst Paolo Panceri (1872) vorbehalten, das Leuchten von Phyllirhoë bucephala zu entdecken. Es ist dies aber auch das einzige in der diesbezüglichen Abhandlung des Autors, was bleibenden Wert hat; das andere, betreffend den eigentlichen Sitz des Lichtes und die Histologie der Leuchtorgane, beruht grösstenteils auf Irrtümern. Ja ich kann sagen, dass von allen Arbeiten Panceris über das Leuchten der Tiere, die so manch Gutes enthalten, die über Phyllirhoë am unglücklichsten ausgefallen ist; es soll weiter unten des näheren auf sie eingegangen werden.

Endlich erschienen in neuerer Zeit (1906) Beiträge zum Studium von Phyllirhoë bucephala von Vessichelli, die sich vornehmlich auf das Nervensystem und die Hautdrüsen des Tieres erstrecken. Vom Leuchtvermögen der Phyllirhoë wird gar nichts erwähnt, nicht etwa weil es dem Autor unbekannt gewesen wäre, sondern weil er es wahrscheinlich als zu seinem Thema nicht gehörig betrachtete. Das letztere muss mich freilich sehr wundernehmen, da ich für die Lösung der Frage, wo und wie Phyllirhoë leuchtet, keine besseren Ausgangspunkte und Elemente, die etwa hierbei in Betracht kämen, zu nennen weiss, ausser die, welche Vessichelli gerade zum Hauptgegenstande seiner Abhandlung gewählt hat.

Was nun mich bewog, Phyllirhoë bucephala auf sein Leuchten hin zu studieren, war der Umstand, dass die Ansichten Panceris, die als die einzigen über die Luminiszens des Tieres bisher dastanden, trotzdem oftmals angefochten, doch von niemandem sachlich widerlegt worden sind. So lesen wir z. B. in einem Sammelreferate Pütters (1905) über „Leuchtende Organismen": „Eine Behauptung, dass z. B. bei Phyllirhoë die Luminiszens von peripheren Ganglienzellen ausgehen sollte (Panceri), hat sich bei genauer Nachprüfung als irrtümlich erwiesen (Claus, 1897, p. 108)." Gehen wir nun Pütters Zitat nach, so finden wir bei Claus nicht mehr als folgende Angabe: „Aus den Drüsenzellen der Haut werden bei vielen Anneliden (Polynoë, Chaetopterus, Lumbricus phosphoreus) und auch bei einzelnen Weichtieren

(Phyllirhoë bucephalum[2]) Absonderungsprodukte ausgeschieden, die den Leuchtstoff darstellen". Und in der Fussnote 2 heisst es: „Nach Panceri soll bei Phyllirhoë der Sitz des Leuchtvermögens in peripherischen Ganglienzellen liegen, es handelt sich jedoch auch hier, wie ich mich überzeugen konnte, um durch Poren ausmündende Drüsenzellen, welche mit Nerven in Verbindung stehen". Eine Spezialarbeit über diesen Gegenstand hat Claus nicht geliefert, sondern sich bloss auf diese Bemerkung in seinem Lehrbuche beschränkt. Dass eine solche aber bei weitem noch nicht die Lösung der Frage bedeutet, sieht wohl jeder ein, ohne dass er spezielle Kenntnisse von der Mannigfaltigkeit der Zellelemente in der Körperhülle von Phyllirhoë, namentlich den verschiedenen Formen der Drüsenzellen haben müsste.

Da ich mich nun weiters überzeugte, dass die einschlägige Literatur ein recht verworrenes, unvollkommenes Bild von der Histologie der Phyllirhoë bietet, wie es nur auf Grund einseitigen Studiums, das bisher von allen hier in Betracht kommenden Autoren geübt wurde, zustande kommen kann, fühlte ich mich bewogen, den vorliegenden Mollusken nach denselben Methoden, die ich beim Studium anderer leuchtender Tiere mit Vorteil angewendet habe, auf sein Leuchten und die Histologie seiner Lichtquellen zu bearbeiten.

Zu diesem Zwecke erachtete ich es für unbedingt notwendig, 1. das lebende Tier möglichst genau im Lichte und im Finstern zu beobachten und zwar ohne und mit Anwendung verschiedener Reize; 2. die Tiere auf verschiedene Weise zu fixieren; 3. bei einigen diese Manipulation im Finstern auszuführen, um die etwaige Lichterzeugung genau zu beobachten; 4. fixierte Tiere zu färben und als Toto-Präparate zu studieren; 5. andere in Schnitte zu zerlegen und an diesen die mikrochemischen Reaktionen unter Anwendung möglichst zahlreicher Farbstoffe zu prüfen. Nur unter Beobachtung der hier angeführten Punkte ist es möglich, den wahren Sachverhalt richtig zu erkennen, und ich glaube, es ist mir dies bei Phyllirhoë bucephala gelungen.

Physiologischer Teil.

Beobachtungen am lebenden Tiere.

Bevor ich an die Mitteilungen der physiologischen Untersuchungen gehe, will ich einige Worte der Beschreibung von

Phyllirhoë bucephala widmen (hierzu Taf. XIX, Fig. 1, 2). Das Tier hat einen ungewöhnlich gebauten Körper. Derselbe ist wie der eines Fisches seitlich stark komprimiert, bis vier Zentimeter lang, zwei Zentimeter hoch. Der Kopf hebt sich weniger gut vom Körper ab; nur seiner leichten Beweglichkeit halber, vermöge derer ihn das schwimmende Tier bald vorstreckt, bald einzieht, sodass er einmal vor, das anderemal hinter die Fühler zu liegen kommt, tritt er etwas deutlicher hervor. Hierzu trägt auch die stark entwickelte Buccalmasse (b) der Mundhöhle bei. Die ventral gerichtete Mundöffnung (m) ist von der Ober- und Unterlippe umgeben, von welch beiden namentlich die erstere stark ausgebildet ist. Der Pharynx verengt sich nach hinten zu einem mässig langen Ösophagus (s), der dann in den ei- bis kugelförmigen Magen (v) übergeht. Aus diesem tritt hinten der Darm (d) hervor, um in der Körpermitte oder nahe hinter derselben mit dem After (a) zu enden. Dort, wo der Magen in den Darm übergeht, münden vier Leberschläuche (l) ein und zwar zwei von diesen, die der oberen Körperhälfte angehören, getrennt, die zwei anderen, in der unteren Körperhälfte gelegenen, gemeinsam.

Die Zirkulation der Blutflüssigkeit geht vom Herzen (h) aus. Das Bojanussche Organ (r) ist stark ausgebildet.

Das Nervensystem besteht aus einem Paar cerebrovisceraler (gcv), einem Paar pedaler (gp) und einem Paar stomatogastrischer (gs) Ganglien. Am Grunde eines jeden Fühlers liegt ein Ganglienknötchen (gt). Ausser diesen paarigen Ganglien kommen bei Phyllirhoë auch unpaare, sogenannte accessorische vor, so z. B. das Ganglion des Bojanusschen Organs, des Genitalnerven, ferner peristomale Ganglien u. a. m. Von allen diesen Ganglien gehen Nervenstränge mit zahllosen, höchst feinen Ramifikationen zu den einzelnen Organen und der Körperhülle ab.

Das Geschlechtssystem nimmt seinen Anfang mit einem Paar hermaphroditischer Drüsen (g) von kugeliger Gestalt und lappiger Oberfläche, die der Zusammensetzung der Drüsen aus radiären Lappen entspricht. Den zwei Geschlechtsdrüsen entsprechen zwei Vasa efferentia (ve), die sich nach kurzem Verlaufe zu einem gemeinsamen Kanal vereinigen, der dann weiter nach vorn zu den übrigen, in einem Knäuel zusammengeballten Organen des Geschlechtssystems zieht.

Schliesslich sei die Muskulatur der Körperhülle des Tieres hier erwähnt. Sie besteht vornehmlich aus Muskelbündeln, die vom Kopfe des Tieres bis zum Hinterende parallel verlaufen: von ihnen treten namentlich jene in der Körpermitte durch ihre besondere Stärke hervor. Die Längsmuskelbündel (mu) sind durch zahlreiche Anastomosen gegenseitig verbunden, sodass auf diese Weise ein höchst feines Gitterwerk in der Körperhülle des Tieres zustande kommt.

Das ganze Tier ist entsprechend dem Habitus eines Pteropoden glashell, nahezu durchsichtig; eine Spur von Pigmentierung bemerkt man bloss am Kopfe und den Konturen der vorderen Körperhälfte. Auf eines sei hier noch aufmerksam gemacht. Es kommt bisweilen vor, dass von dem unmittelbar hinter der Mundöffnung gelegenen Fussrudimente erwachsener Phyllirhoën ein glockenförmiger Anhang in der Grösse eines Stecknadelkopfes herabhängt; derselbe löst sich von seinem Träger leicht los; es ist die Qualle Mnestra parasitica. Ob sie, wie der Speziesname sagt, als Parasit aufgefasst werden soll, steht noch nicht fest. Vielleicht lebt sie mit Phyllirhoë in Symbiose.

Phyllirhoë bucephala nimmt mit Rücksicht auf sein Leuchtvermögen keine gesonderte Stellung unter den leuchtenden Tieren ein; wie die meisten von ihnen zeigt es ungereizt keine Neigung zur Lichtentwicklung. Man könnte Stunden im Finstern verbringen, ohne die geringste Spur von Licht an Phyllirhoë wahrzunehmen. Dagegen genügt der einfachste mechanische Reiz, die Erschütterung des Gefässes, in dem sich das Tier befindet, um ein Aufleuchten zu veranlassen. Mit mechanischen Reizen derberer Art muss man sehr vorsichtig sein, da das Tier bei der Zartheit seines Körpers gar nicht viel verträgt. Es kommt hier also höchstens sanftes Berühren mit stumpfen Gegenständen in Betracht. Der Effekt ist derselbe wie bei der Erschütterung des Gefässes: das Tier leuchtet am ganzen Körper spontan auf, der Schimmer verschwindet alsdann allmählich, sodass in zehn Sekunden keine Spur von ihm mehr da ist. Derartige Reize haben jedoch wenig Sinn, wenn man die Luminiszens des Tieres näher studieren will, denn in der kurzen Zeit von wenigen Sekunden lässt sich sehr wenig beobachten. Will man das Tier durch längere Zeit leuchtend erhalten, so gibt es zwei Mittel, entweder die Anwendung von chemischen, oder die von elektrischen Reizen. Beider habe ich

mich bei meinen Untersuchungen bedient, mit besonderem Vorteil des elektrischen Stromes. Als Reizmittel der ersten Art zog ich heran: Süsswasser, schwache Säuren und Ammoniak. In allen Fällen konnte ich konstatieren, dass die Tiere zum Aufleuchten veranlasst werden. Je milder der chemische Reiz, desto länger leuchtet das Tier. Im Süsswasser dauert das Leuchten bis zu zwei Minuten an; mit schwachen Säuren, die jedoch immerhin jenen Grad besitzen müssen, um vom Tiere überhaupt wahrgenommen zu werden, kann man es bis zu drei Minuten Leuchtdauer bringen. Ammoniak ruft ein spontanes Aufleuchten hervor, das zwar sehr schön, jedoch zu kurz ist. Nun besitzen alle die chemischen Reizmittel den Übelstand, dass die zarten Tiere unter ihrem Einflusse zugrunde gehen; mehr als einmal konnte ich die Phyllirhoën bei diesen Methoden zu Versuchen nicht verwenden; für weitere histologische Untersuchungen war derartiges Material ebenfalls verloren. Solche Umstände machen sich aber bei Tieren, die gar nicht reichlich zur Hand sind, unangenehm fühlbar. Daher war ich froh, als ich ein Mittel fand, das mir an ein und demselben Tiere Beobachtungen wiederholt und durch längere Zeit gestattete und das Versuchstier am Leben liess, sodass ich es fixieren und konservieren konnte. Dies alles war bei Anwendung des elektrischen Reizes möglich. Das Versuchstier brachte ich hierbei immer ausser Wasser, da meiner Ansicht nach der elektrische Strom unter Wasser vermöge seiner katalytischen Wirkung nicht elektrische, sondern chemische Reize herbeiführt. Als Stromquelle benutzte ich ein Flaschenelement nach Bunsen mit einem Induktor. Den Objektträger, auf den ich das Tier der Länge nach hinlegte, versah ich an jedem Ende mit einem Staniolstreifen, der lang genug war, um den Kopf, beziehungsweise das Hinterende des Tieres zu erreichen. Wurde nun der Strom geschlossen, dann erglänzte Phyllirhoë im schönsten Lichte, das ich ihm je durch irgend eine andere Reizung habe entlocken können. Das Licht setzte auch nicht gar zu rasch ein, ebensowenig als es nach Unterbrechung des Stromes zu schnell abnahm. Am stärksten leuchtete der Kopf, deutlich durch ihr Licht traten ferner die Konturen des Tieres namentlich im ersten und zweiten Körperdrittel hervor; schwächer war die allgemeine Luminiszens des restlichen Körpers und der Fühler. Es fiel mir aber auf, dass in diesem schwächeren Schimmer der

Seiten, namentlich in der hinteren Körperhälfte, einzelne Punkte besonders starkes Licht von sich gaben. Ihre Zahl war nicht gross, ihre Verteilung am Körper ganz unregelmässig; beides schwankte überdies bei verschiedenen Tieren. Niemals aber habe ich diese Punkte auf den Fühlern eines Tieres gesehen. Drei Minuten lang konnte ich Phyllirhoën in ihrem Lichte beobachten. Dann erlosch das Licht trotz des weiter anhaltenden elektrischen Reizes. Selbst eine Erhöhung des letzteren konnte dem Tiere durchaus keinen Schimmer mehr entlocken. Setzte ich aber das Tier unter normale Verhältnisse ins Seewasser und gönnte ihm einige Minuten Erholung, dann zeigte es, dem elektrischen Reize ausgesetzt, dieselben Erscheinungen, die ich beim ersten Versuch wahrgenommen hatte. Experimente mit genauen Messungen verschiedener Stromstärken unternahm ich nicht, da ich solche für die Lösung der Frage der Luminiszens als belanglos halte. Mit freiem Auge betrachtet, scheint das Licht der Phyllirhoë konstant zu sein, bei Lupenbetrachtung erkennt man aber, dass es zitternd ist. In einigen Fällen gelang es mir, leuchtende Punkte mit der Pinzette vom Tiere zu isolieren. Endlich überzeugte ich mich, dass die unter dem Einflusse des elektrischen Stromes beobachteten Erscheinungen bei allen anderen Reizen eintreten, allerdings nicht so schön, weil das Licht viel schwächer ist.

Wenn ich die Resultate meiner physiologischen Untersuchungen kurz zusammenfasse, so liefern sie folgendes:

1. Phyllirhoë bucephala leuchtet nur im gereizten Zustande; nach Erholungspausen wiederholt sich das Leuchten.
2. Unter Anwendung verschiedener Reize, insbesondere des elektrischen, lässt sich mit Sicherheit entscheiden, dass der ganze Körper des Tieres, inbegriffen die Tentakeln, leuchtet.
3. Die Lichtstärke ist am Körper nicht überall gleich; besonders schön leuchten der Kopf, die Konturen des Körpers und einige Punkte der Seiten.
4. Das Licht ist flackernd.
5. Leuchtendes lässt sich vom Tiere isolieren. (Ich bediene mich bei diesem letzten Punkte einer etwas ungenauen Ausdrucksweise, da es mir nicht gelang, das mit der Pinzette von leuchtenden Tieren Isolierte genau festzustellen.)

Diese hier gewonnenen Resultate geben deutliche Winke für die histologische Bearbeitung von Phyllirhoë auf seine Lichtquellen hin. Es lässt sich im voraus erwarten, dass solche über den ganzen Körper und die Tentakeln verteilt sind, dass sie namentlich auf den Konturen des Körpers zahlreich zu finden sein werden, dass ferner einige unter ihnen durch besondere Grösse sich von den übrigen allgemeinen unterscheiden, aber bloss auf den Seiten, niemals auf den Fühlern des Tieres angetroffen werden. Zum Schlusse dieser Betrachtungen sei noch überdies erwähnt, dass es mir in keinem einzigen Falle gelang, Phyllirhoën plötzlich, ohne sie im Leuchten zu erschöpfen, brauchbar für histologische Untersuchungen zu töten, immer musste ich zusehen, wie das Licht der Tiere langsamer oder rascher mit ihrem Leben erlosch; dass diese Beobachtung für die histologische Diagnose der Lichtquellen von weittragender Bedeutung ist und bei keiner Untersuchung ähnlicher Art ausser acht gelassen werden darf, möge unter anderem in dem nächstfolgenden Teile meiner Arbeit klargelegt werden.

Histologischer Teil.

Technisches.

Die zarte Beschaffenheit des Körpers der Tiere erfordert die grösste Vorsicht bei der Behandlung zwecks Konservierung. Das Betäuben ist unerlässlich, sonst nimmt der Körper des Tieres unter dem Einflusse der Fixierungsflüssigkeit unkenntliche Formen an. Sind dagegen die Tiere unter allmählichem Zusatz von Magnesiumsulfat mehrere Stunden lang betäubt worden, dann verändert sich ihre Gestalt beim Fixieren nicht mehr. Als bestes und zugleich einziges Fixierungsmittel für Phyllirhoë erkannte ich $^1/_2$ % Osmiumsäure, die man bis zum Braunwerden der Tiere einwirken lässt. Solches Material konservierte ich zum Teil selbst, zum Teil wurde es mir von der Zoologischen Station in Neapel geliefert.

Phyllirhoë konnte nur in Paraffin eingebettet und geschnitten werden; die Celloidinmethode erwies sich hier als völlig unbrauchbar, da die Tiere beim Festwerden des Celloidins zu formlosen Klumpen zusammenschrumpften. Aber selbst bei der Paraffinmethode kann man diese bösen Erfahrungen machen, wenn der Übergang aus dem einen Medium ins andere nicht ganz allmählich

vor sich geht. Die gewohnten Stufen steigenden Alkohols von 30° über 50, 70 und 94,6 zum absoluten genügen nicht, es müssen vielmehr einige Zwischenglieder interpoliert werden, ebenso beim Übergang zum Xylol und Paraffin. Ein allzu rasches Überführen erwies sich ebenfalls nachteilig; trotz der Zartheit der Tiere muss das Material auf jeder Stufe zumindest 12 Stunden belassen werden; mehr als 24 Stunden sind aber durchaus nicht zu empfehlen.

Gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach Delafield, Muchämatein, Mucikarmin, Thionin, Eosin und Bleu du Lyon.

Die Leuchtdrüsen.

Die erste Frage, die ich mir vor der histologischen Bearbeitung der Lichtquellen eines Tieres stelle, lautet: Wo leuchtet das Tier? Die Antwort, wenn sie exakt gegeben werden soll, ist nicht in allen Fällen leicht. Bei Phyllirhoë bucephala aber kann man jene Frage unschwer und sehr genau beantworten. Die Beobachtung des leuchtenden Tieres im Dunkeln lehrt, dass, wie oben schon erwähnt, der ganze Körper, insbesondere aber seine Konturen, Licht von sich geben. Wenn man die Körpergestalt des Tieres nicht genau kennt, würde man annehmen, das letztere Phänomen sei nur scheinbar, und darauf zurückzuführen, dass die Körperseiten stark gewölbt sind und ihr gleichmässiger Lichtschimmer bei Abfallen der Fläche nach oben und unten in der Daraufsicht natürlich lichter erscheinen muss. So haben sich ja auch die irrigen Ansichten über leuchtende kugelige Protozoen, wie Noctiluca und Thalassicola, die angeblich einen stark leuchtenden Ring an der Peripherie aufweisen sollten, dahin geklärt, dass dieser Ring nur ein Scheinbild sei und sich bei der Daraufsicht einer gleichmässig leuchtenden durchsichtigen Kugel einstellen müsse. Bei Phyllirhoë ist dem aber nicht so. Die Wölbung der Seiten ist ganz unbedeutend und daher ebenso ihr Gefälle nach oben und unten. Im Gegenteil, die Körperränder stellen sich, wie aus der Darstellung des Querschnittes Taf. XIX, Fig. 6 hervorgeht, als ziemlich scharfe Kanten dar. Wenn man nun das ganze Tier im Mikroskope betrachtet — es liegt hierbei natürlich stets umgelegt auf dem Objektträger — und sein Augenmerk besonders auf die Konturen richtet, nimmt man daselbst einen grossen Zellreichtum wahr. Genauere histologische Details zu unterscheiden, ist unmöglich, da infolge der Durchsichtigkeit des Tieres das Bild

der einen Körperseite das der anderen stört. So hat man nur den Wunsch, die eine oder andere Körperkante von oben betrachten zu können, damit das, was bisher übereinanderliegend betrachtet wurde, alsdann nebeneinander erscheine. Das ist aber, wie man sich leicht vorstellen kann, wegen des Körperbaues des Tieres undurchführbar. Dennoch wollte es der Zufall in einem einzigen Falle, dass ich jene gewünschte Beobachtung machen konnte. An einem mit Bleu du Lyon in toto gefärbten Dauerpräparat verschob sich mit dem Deckglas die Körperhülle des Tieres derart, dass die auf dem Objektträger unten gelegene Körperseite etwas nach oben vorgezogen wurde. Nun bot sich mir ein Bild, wie ich es auf Taf. XIX in Fig. 10 darzustellen versucht habe. Der mittlere, anscheinend strukturlose Streifen ist der obere Rand des Tieres, zu dessen Seiten je eine dichte Reihe von Zellen dahin zieht. In dieser Ansicht ist es allerdings leichter, Beobachtungen über den Bau und die Form jener Zellen anzustellen, aber nur so weit es schwache Vergrösserungen erlauben, weil man mit stärkeren Objektiven an das Präparat der Dicke wegen nicht herankommt. Und so sah ich denn, dass die Zellen entweder kugelig oder eiförmig sind, manchmal eine deutliche Wandung und entweder einen wandständigen oder basalen Kern haben, dass an ihnen aber ausser diesen zwei Bestandteilen nichts anderes tingierbar sei. Ich suchte an diesem Präparate die ganze Oberfläche des Tieres ab und fand dergleichen Elemente verstreut auf dem Körper und den Tentakeln des Tieres. Stark tingiert und nicht zu enträtseln waren dunkle rundliche Flecken in den Seitenflächen des Tieres, die in der Daraufsicht vorläufig auf mich den Eindruck von unregelmässigen Klumpen kugeliger Zellen machten (Taf. XIX, Fig. 10 dr). Sie waren namentlich in der hinteren Körperhälfte zahlreich. Wenn ich zu alldem noch die Wahrnehmung von Nerven, die zu jenen ersteren Zellen dahinzogen, hinzufüge, so ist dies alles, was eine Betrachtung dieser Art gestattet. Es enthält auch nichts mehr als die Angaben der älteren Autoren, ist unvollständig und geeignet, eine irrige Auffassung von dem Leuchtvermögen der Phyllirhoën zu geben, wie es eben bei Panceri in der Tat geschehen ist. So blieb denn nichts anderes übrig, als die Herstellung von Mikrotomschnitten. Diese bestätigten zunächst die Angaben hinsichtlich der Verteilung jener fraglichen Zellelemente vollkommen. Denn während ich in der vollständigen

Schnittserie keinen einzigen Schnitt antraf, der am oberen oder unteren Körperrand nicht zumindest zwei jener Zellen (meistens fand ich fünf bis acht solche dort zusammengedrängt) aufgewiesen hätte (Taf. XIX, Fig. 6), standen dieselben Elemente an den Körperseiten in weiterer Distanz voneinander.

Vor allem lassen sich in bezug auf Form, Zellmembran und Tinktion zwei Arten von Zellen unterscheiden. Eine jede Zelle der ersten Art ist schlank und hat eine ausgesprochene Flaschenform. Sie hängt von der äusseren Körperwand des Tieres senkrecht in sein Inneres hinein (Taf. XIX, Fig. 4, 5; Fig. 6 sch, Fig. 7—9, 11—13; Taf. XX, Fig. 15 sch). Die Dimensionen dieser Zellen sind überall fast die gleichen; sie messen ungefähr 30 μ in der Länge und 18 μ in der Breite. Der Halsteil mündet stets mit einem deutlichen Porus aus. Dieser Umstand stempelt die Zellen zu echten Drüsenzellen. Hinsichtlich des Zellinhaltes herrschen zwei Modifikationen vor, die darnach angetan wären, zwei scharf geschiedene Arten von Zellen zu unterscheiden, wenn uns nicht die Phasen der Funktion einer echten Drüsenzelle und der damit einhergehende Formwechsel genau bekannt wären. In dem einen Falle sind nämlich jene Zellen mit einem feinkörnigen Inhalte gefüllt (Taf. XIX, Fig. 6 sch′ und Fig. 9). Derselbe ragt bis in den Halsteil hinein. Stellenweise liegt er der Zellwand nicht an, sondern ist von ihr durch einen schmalen Zwischenraum getrennt. Die derart abgehobene Membran erscheint sehr dünn. Der Kern ist wand-, manchmal auch basalständig und misst 8,5 μ in Länge, 6 μ in Breite und 3 μ in Dicke. Der Inhalt dieser Zellen färbt sich mit Hämatoxylin, Thionin, Muchämatein und Mucikarmin.

Die andere Modifikation dieser Zellen (Taf. XIX, Fig. 4—6 sch; Fig. 7—9, 11—13; Taf. XX, Fig. 15 sch) weist ein ganz anderes Inneres auf. Von einem Zellinhalt kann dort kaum die Rede sein, weil zumeist, abgesehen von geringen Resten, die sich im basalen Teile der Zelle an die Zellhaut legen, nichts anderes als der Kern und ein grobes Gerüst mit fast oder ganz leeren Zwischenräumen zu sehen ist. Dieses Gerüst nimmt seinen Ursprung von dem stets basal gelegenen Kerne und ist mit Hämatoxylin und anderen Kernfarbstoffen tingierbar. Ein Residuum des Zellplasmas, soweit es in den Maschen oder in der Umgebung des Kernes vorhanden ist, färbt sich mit denselben Farbstoffen, wie

der Inhalt der Zellen der früher erwähnten Modifikation. Die Zellhaut ist dünn, nicht immer glatt, häufiger eingefallen und gefaltet; dies umsomehr, je weiter der Zerfall des Gerüstes vorgeschritten ist. Die Form und Grösse des Kernes stimmt mit der von Zellen der ersten Art überein. Die Zellen haben ohne Ausnahme einen Ausführungskanal mit deutlichem Porus (po); dieser ragt frei über die ihn umgebende Körperoberfläche hervor. An einigen Zellen bemerkte ich den ausgetretenen Inhalt kuppenförmig über dem Porus sich erheben (Taf. XIX, Fig. 5).

Es ist über jeden Zweifel erhaben, dass diese Gebilde in beiden Modifikationen Drüsenzellen sind. Ich bin überdies überzeugt, dass es sich um Drüsenzellen ein und derselben Art handelt, die nur deshalb verschieden aussehen, weil sie in verschiedenen Funktionsphasen stehen und zwar die ersteren in der Regenerations-, die letzteren in der Entleerungsphase; und gerade dieser gehört die Mehrzahl der Zellen in den Präparaten an. Dieses wichtigen Umstandes wird später noch an anderer Stelle gedacht werden. Nach der Tinktionsfähigkeit erweisen sich die Zellen als Schleimzellen.

Zum Schlusse der Beschreibung dieser Elemente möchte ich noch einiges über ihre Entstehung und mutmassliche Beziehung zum Nervensystem, beides natürlich nur soweit, als es mir meine Präparate erlauben, hier hinzufügen.

Unter der Körperdecke, mehr oder weniger tief, findet man allenthalben am Tiere, namentlich aber am oberen oder unteren Körperrande, kleine kugelige Zellen, die ausser einem anfangs zentralen, bald darauf wandständigem Kerne nur sehr wenig Plasma enthalten. Der Durchmesser solcher Zellen beträgt 8 μ. Gut ausgebildet an ihnen ist die Zellmembran, die eine beträchtliche Dicke hat. Wenn diese Zellen eine gewisse Grösse erreicht haben, dann sieht man einen sehr feinen Nerven zu ihnen hinziehen. Er setzt an dem vom Kerne entgegengesetzten Pole an und verschwindet in der dicken Zellhaut und lässt sich nicht weiter verfolgen. War die Zelle tiefer gelegen, so muss ein Wachstum des Nerven in die Länge erfolgen, denn die Zelle hat das Bestreben, bis zur Körperoberfläche zu gelangen, wo bereits einige ihresgleichen vom Beginne an liegen. Die anfangs kugelige Zelle streckt sich nun in die Länge; der Zellinhalt nimmt an Volumen zu, die Zellhaut an Dicke ab. Während dieses Vor-

ganges wandert der Kern der Zelle von seiner ursprünglichen Stelle dorthin, wo der Nerv herantritt. Es scheint mithin dieser letztere auf den Kern anziehend zu wirken. Da sich aber ferner in der Umgebung des Kernes einer Drüsenzelle der Bildungsherd ihres Sarks befindet, stellt sich auch dieser gewissermassen unter die Kontrolle des Nerven. So wird nun der Kern allmählich basalständig, da sich überdies die Stelle, wo er früher gelegen war, zuspitzt und der Ausführungsgang sich hier anzulegen beginnt. In seltenen Fällen liegt die Ansatzstelle des Nerven und dahin gewanderten Zellkernes nicht basal, sondern lateral. Unter weiterer Längenzunahme hat der Ausführungsgang die Körperoberfläche erreicht, scheint aber hier etwas Widerstand zu finden, sodass oft ein kleiner Hügel entsteht. Endlich kommt es aber in der Mitte des letzteren zu einem kraterförmigen Durchbruch und der Weg ins Freie steht dem Zellinhalt offen.

An ausgewachsenen Zellen (Taf. XIX, Fig. 8, 11, 12) lässt sich von dem herantretenden Nerven etwas mehr erkennen als an jungen, und zwar hauptsächlich aus dem Grunde, weil die Zellmembran dünner geworden ist. Der Nerv (n) scheint mir unmittelbar, bevor er die Zelle erreicht, eine Verdickung (npl) zu erfahren; diese ist wahrscheinlich plattenförmig und enthält einen sehr kleinen Kern (k'). Ob nun weiters von dieser Platte Nervenfasern abgehen, die vielleicht die Zelle korbartig umgeben, kann ich mit Bestimmtheit nicht sagen, denn das, was ich so ähnlich sah, könnte auch auf das innere Gerüst der Drüsenzellen, das bei der Entscheidung stets beirrend wirkte, zurückzuführen sein. Hier müssen unsere feinsten Nerven-Untersuchungsmethoden einsetzen, zu denen aber, wie bekannt, immer frisches Material und demzufolge, mit Bezug auf die vorliegende Tierart, ein längerer Aufenthalt am Meere notwendig ist. Dies beides war mir leider nicht vergönnt und so begnüge ich mich vorläufig mit dem, was ich, wie oben erwähnt, aus den Bildern meiner Präparate bisher deduziert habe.

Neben diesen von mir soeben geschilderten Schleimzellen kommen überall am Körper der Phyllirhoë, die Fühler inbegriffen, Zellen einer zweiten Art vor (Taf. XIX, Fig. 6e; Taf. XX, Fig. 15e, 16, 17). Ihre Zahl ist im Vergleiche zu den früheren viel geringer. Sie sind von ähnlicher Form wie jene, jedoch kleiner, plumper und mit einem kürzeren Halsteile (Fig. 16 ha)

ausgestattet. Es ist mir aufgefallen, dass ich bei vielen dieser Zellen keinen Ausführungsporus gefunden habe. Obzwar der bereits angelegte Ausführungskanal die Körperoberfläche des Tieres erreicht hat, ist es zum Durchbruch nach aussen nicht gekommen; bei einigen Zellen endlich fehlte die Anlage des Halsteiles noch überhaupt. Ich schreibe diese Erscheinung dem jungen Wachstumstadium jener Zellen zu, denn sie verraten ihre Zugehörigkeit zu der zweiten Zellart durch Gemeinsamkeit charakteristischer Merkmale mit erwachsenen Zellen, die ich im folgenden anführen will. Die Zellhaut (z) ist sehr dick, der Kern stets wandständig, in der Regel von flach elliptischer Form. Der homogene, beziehungsweise sehr feinkörnige Inhalt steht nirgends mit der Membran im Zusammenhange, sondern ist von ihr, ja selbst von dem Kerne, durch einen Zwischenraum getrennt. Diese Erscheinung ist wohl auf die Konservierung zurückzuführen. Während der Kern die gewöhnlichen Kernfarbstoffe leicht aufnimmt, gelingt die Tinktion des Inhaltes dieser Zellen bloss mit Eosin. Dieser Eigenschaft zufolge sind sie als Eiweissdrüsenzellen anzusehen.

Die ersten histologischen Untersuchungen an Phyllirhoë bucephala hat Leuckart (1851) angestellt; da sie sich jedoch auf die hier in Frage kommenden Details nicht erstrecken, will ich es unterlassen, näher auf sie einzugehen. Viel wichtiger scheinen mir dagegen die Angaben Müllers und Gegenbaurs (1853, 1854); sie basieren auf Beobachtungen des ganzen Tieres, denn ein Zerlegen in Schnitte mit Hilfe des Mikrotomes gab es damals noch nicht. Ich gebe allerdings recht gerne zu, dass das Studium ganzer Objekte nicht zu unterschätzen ist, namentlich dann, wenn es sich um so glashelle, durchsichtige Tiere handelt wie Phyllirhoë. Auch ich versuchte es nicht selten auf diese Weise mit diesem Objekte. Ich machte aber die Erfahrung, dass man mit stärkeren Objektiven an das Präparat wegen der Dicke nicht nahe genug herankommt, ein Auffinden feiner Details daher unmöglich ist. Bei gröberen Einzelheiten hingegen, die ich mit schwacher Vergrösserung schon erkannte, musste ich nachträglich an Querschnitten erfahren, dass diese in der Tat ganz anders aussehen, als man auf Grund der Daraufsicht erschliessen könnte. Ich muss daher erklären, dass Mikrotomschnitte zu histologischen Studien an Phyllirhoë unumgänglich notwendig sind. Nach dieser

kurzen Abschweifung will ich den Bericht Müller-Gegenbaurs (1854, S. 358) hier wörtlich anführen. „Die äussere Bedeckung", heisst es dort, „zeigt keine als Cutis von der übrigen Leibessubstanz hinreichend geschiedene Schicht, dagegen kommen mannigfache zellige Elemente vor, die man zur Haut rechnen kann. Die äussere Oberfläche ist von einem zarten, dünnen Epithel überzogen, welches sich leicht ablöst. Am oberen und unteren Rande des Tieres, am meisten entwickelt an der mittleren Körperpartie, liegen Zellen von unregelmässig zylindrischer, manchmal rundlicher oder bohnenähnlicher Form, welche durch ihren leicht in Tropfen austretenden, opalisierenden Inhalt und ihre pallisadenartige Anordnung ausgezeichnet sind. Sie messen bis zu 0,05‴ Höhe auf 0,01—2‴ Dicke. Bei jungen Tieren ist der Kern deutlich zu erkennen. Von diesen wieder verschieden und fast über die ganze Oberfläche zerstreut, erscheinen scharf konturierte Zellen (von 0,006—0,01‴ Durchmesser), welche neben dem wandständigen Kern eine verschieden grosse, gelblich-glänzende Kugel enthalten. Durch Zusatz von Essigsäure schwindet der Glanz. Zu diesen Zellen sieht man öfters feine Nervenfädchen treten. Tiefer in der Leibessubstanz liegen die für das blosse Auge intensiv gelben Punkte, welche am oberen und unteren Rande einen Saum bilden, der nach den beiden Körperenden zu allmählich lückenhaft wird und sich verliert. Diese gelben Punkte erscheinen unter dem Mikroskope als Zellen, deren Kerne, namentlich bei jüngeren Exemplaren, sehr kenntlich sind. Ihre Form zeigt zweierlei Modifikationen. Man sieht nämlich einmal grosse, sehr glatte, wenig intensiv gefärbte Zellen, die in einzelne spitze Zacken ausgehen. Andernfalls sind die Zellen klein, nach allen Dimensionen von ziemlich gleichem Durchmesser, bei durchfallendem Licht sehr dunkel und deutlich von einer Anzahl strahlig gestellter Fortsätze umgeben (Fig. 3). Bei der grossen Ähnlichkeit dieser beiden Formen mit den sogenannten Chromatophoren, wie sie in verschiedenem Kontraktionszustande bei den Cephalopoden bekannt sind, und von Kölliker und H. Müller (diese Zeitschr. Bd. III, p. 332) bei einigen Pteropoden beschrieben wurden, liegt es nahe, auch diese Zellen bei Phyllirhoë als Chromatophoren zu betrachten. Doch haben wir eine selbständige Bewegung, resp. Formveränderung derselben nicht direkt beobachtet, sondern nur bemerkt, dass die Zellen

an der Formveränderung des Tieres überhaupt Anteil nehmen. Der Inhalt der Zelle, welcher granulös und beim auffallenden Lichte gelb erscheint, ist kein echtes Pigment, sondern erscheint beim durchfallenden Lichte manchmal deutlich komplementär bläulich. In dieser Beziehung stehen diese Zellen also denen nahe, welche H. Müller bei Cephalopoden unter der gewöhnlichen Chromatophorenschichte auffand."

Der vierte, der sich mit dem Studium von Phyllirhoë befasste, war Panceri (1873). Ihm war das Leuchten des Tieres bekannt und es ist daher klar, dass er auf der Suche nach der Ursache des Lichtes sich mit regstem Interesse der Untersuchung des histologischen Baues der Körperoberfläche zuwandte. Er stellte fest, dass die von Müller (1853) entdeckten, hier auf Seite 487 im Zitate Müller-Gegenbaurs (1854) an zweiter Stelle angeführten Zellen mit scharfer Kontur und kugeliger Form nur auf dem Körper, nicht auf den Tentakeln der Phyllirhoë vorkommen. Ihre Verteilung sei unregelmässig; am reichlichsten vertreten sind sie am oberen und unteren Rand des Tieres. Panceri unterscheidet an diesen Müllerschen Zellen, wie er sie nach ihrem Entdecker nennt, eine ziemlich dicke Membran, welche die scharfe Begrenzung der Zellen verursacht, und innerhalb derselben eine zweite, viel feinere, die besonders dann zu sehen sein soll, wenn man abblendet. Oft, wenn die Tiere in Alkohol gelegen waren, sieht man einen inneren Belag an den Wänden der Zelle, der eine wellige Begrenzung zeigt; er rührt von nichts anderem als von der nunmehr geschrumpften inneren Zellhaut her. Der Kern der Zellen ist oval und enthält einen Nucleolus; er liegt der Wand stets an. Den übrigen Innenraum füllt ein Inhaltskörper aus. Dieser ist grösser oder kleiner, gelb, kugelförmig, niemals mehr als in der Einzahl vorhanden. Die Müllerschen Zellen sollen sich intensiv mit Karmin, Goldchlorid und Osmiumsäure färben. Panceri sah Nerven zu diesen Zellen hinziehen; wie sie aber mit dem Inneren derselben im Zusammenhange stehen, konnte er nicht erkennen, da der Nerv jenseits der Zellhaut, an die er von aussen herantritt, nicht mehr sichtbar war. Müllersche Zellen kommen nach den Beobachtungen jenes Autors absolut nicht an den Tentakeln der Phyllirhoën vor. Dort fand er kugel- oder birnförmige Zellen mit deutlichem Kern, einfacher Zellhaut und homogenem Inhalte. Dies letztere traf

zu, wenn das Tier lebte; an toten, konservierten Tieren war der Inhalt jener Zellen granuliert. Was die Grösse dieser Zellen anbelangt, stimmten sie allerdings mit den Müllerschen Zellen überein. Zu seinen Erläuterungen fügt Panceri folgende Abbildungen bei. (Siehe Textfig. 1—4.)

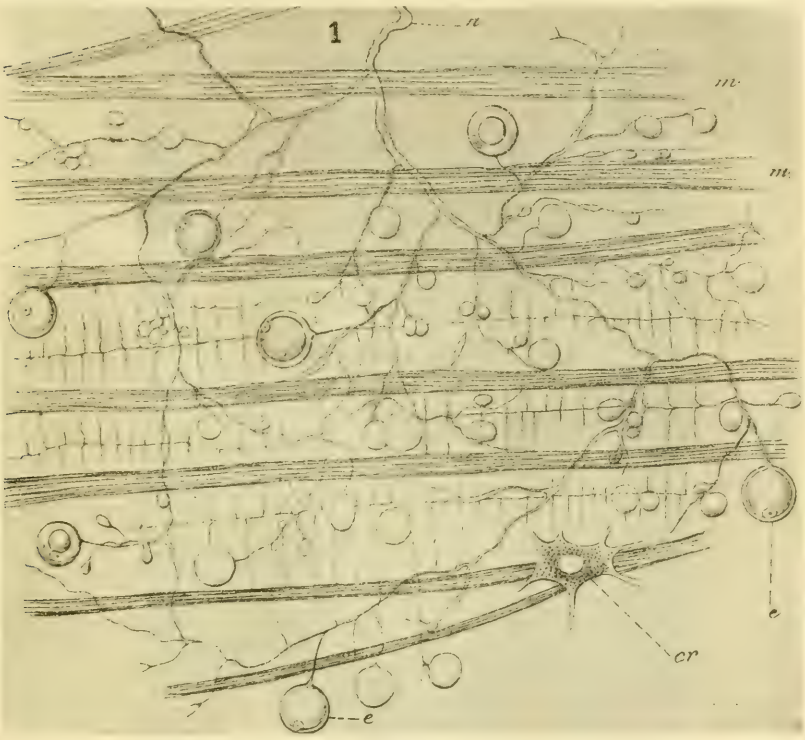


Fig. 1.
Nerven aus der Haut von Phyllirhoë. m = äussere Längsmuskeln; n = Nerv; e = Müllersche Zellen.

Inwiefern lassen sich nun die Befunde dieser früheren Autoren mit den meinen in Einklang bringen? Was zunächst die Angaben Müllers und Gegenbaurs betrifft, so können für die oben von mir beschriebenen Drüsenzellen nur die an erster und zweiter Stelle dort angeführten Elemente in Betracht gezogen werden. Die Verteilung dieser Zellen stimmt mit meinen Befunden überein. Dagegen vermisse ich dort die Unterscheidung in jene zwei Arten, die Schleim- und Eiweissdrüsenzellen. Es scheinen die beiden

Autoren vielmehr nur die letzteren, und vielleicht Jugendstadien der ersteren gesehen zu haben. Bei der blossen Daraufsicht, derer sich Müller und Gegenbaur bedient haben, lässt sich natürlich nicht alles unterscheiden.

Die Angaben Panceris sind ausführlicher und sollen deshalb hier eingehender erörtert werden. Dieser Autor befasste sich, wie

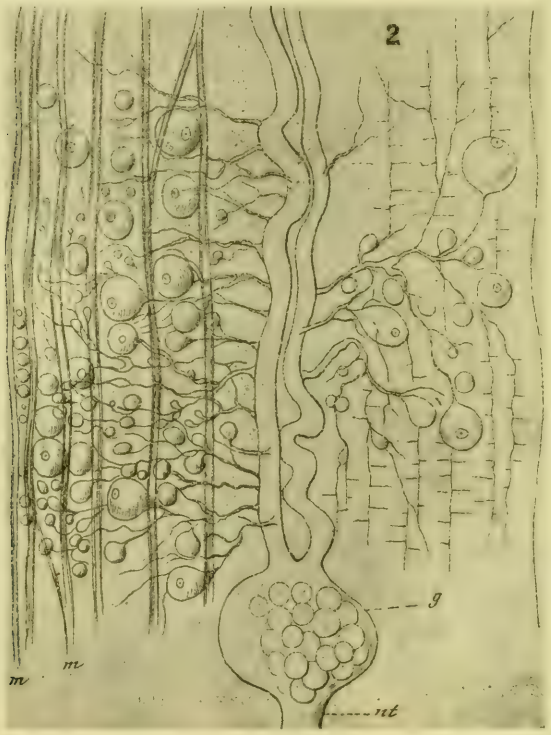


Fig. 2.
Tentakelnerv (nt).

oben erwähnt, insbesondere mit den sogenannten Müllerschen Zellen, die ich meinen Eiweissdrüsenzellen gleich setze. Ihnen kommt eine dicke Membran zu. Eine zweite, innere Zellhaut, die Panceri erkannt zu haben glaubte, ist nie vorhanden; sie wird bloss durch die innere Kontur der einfachen, dicken vorgetäuscht. Das, was er als welliges Aussehen dieser zweiten angeblichen Membran beschreibt, ist nach meinen Befunden auf ein wand-

ständiges Residuum des Zellinhaltes zurückzuführen. Die Angaben Panceris bezüglich der Tinktionsfähigkeit der Zellen konnte ich einerseits teilweise bestätigen, andrerseits erweitern. Jene Gebilde nehmen mit Ausnahme des Kernes begierig Eosin auf. Ihre Schwärzung durch Osmiumsäure, wie sie Panceri angibt, konnte ich nicht beobachten und fürchte, dass sich der Autor hierin mit Chromatophoren geirrt hat; doch davon an einer anderen Stelle mehr. Den vermeintlichen Zusammenhang dieser Zellen mit dem Nervensystem konnte ich nicht feststellen. Auch hinsichtlich ihres

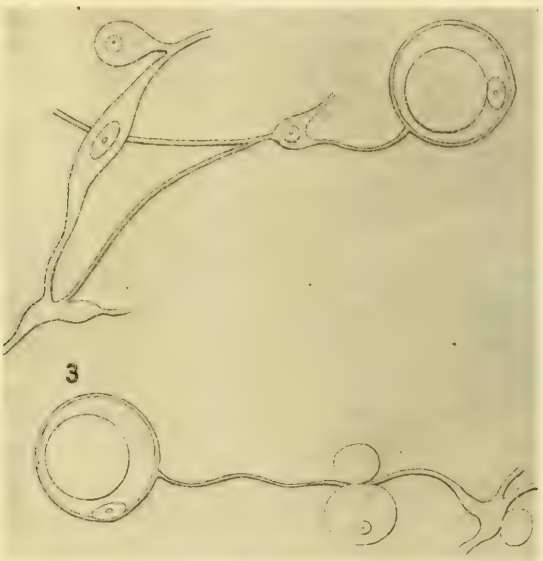


Fig. 3.
Müllersche Zellen frisch.

Vorkommens stehe ich mit Panceri im Widerspruch. Wie bereits erwähnt, behauptet er, dass jene Müllerschen Zellen auf den Tentakeln der Phyllirhoën nicht vorkommen, dort soll es andere, allerdings ähnliche Zellen geben. Ich fand nun, dass dem nicht so ist. Dieselben sogenannten Müllerschen Zellen, die dem Körper der Phyllirhoë zukommen, werden auch auf den Fühlern angetroffen. Sie repräsentieren sich bei der Beobachtung des ganzen Tieres allerdings anders als jene und zwar aus folgenden Gründen. Die beiden Fühler sind zum grossen Teile seitlich etwas

zusammengedrückt, nur die Enden haben einen ausgesprochen kreisrunden Querschnitt; man bekommt daher die meisten hier in Frage stehenden Zellen nicht von oben, wie am Körper, sondern von der Seite aus zu sehen. Natürlich machen sie hierbei einen ganz anderen Eindruck als jene, worauf ich Panceris Irrtum in diesem Falle zurückführe.

Fig. 4.
Müllersche Zellen nach Konservierung in Alkohol.

Es ist übrigens interessant, hier zu erwähnen, dass bereits derselbe Autor auch junge Schleimzellen und alle möglichen Wachstumsformen derselben gesehen haben dürfte. Er hielt sie aber für Ganglienzellen, beziehungsweise junge Müllersche Zellen; die letzteren schienen ihm nämlich eine besondere Art der ersteren zu sein. Aus der Beschreibung, die der Autor gibt, geht aber klar hervor, dass er nichts anderes vor sich hatte, als eine einzige Zellart, Schleimzellen in allen Phasen ihrer Entwicklung.

Vor allem gilt es also hier die richtige Natur der sogenannten Müllerschen Zellen gefunden zu haben; sie sind Drüsenzellen. Aus ihrer eosinophilen Eigenschaft erschliesse ich, dass sie in die Gruppe der Eiweissdrüsenzellen gehören. Sie sind bei weitem nicht in so grosser Anzahl auf dem Körper der Phyllirhoë vorhanden, wie die oben erwähnten Schleimzellen.

Ich machte nun weiters die interessante Wahrnehmung, dass die Schleimzellen nicht nur vereinzelt vorkommen, sondern auch imstande sind, mehrzellige Drüsen zu bilden. Den Anfang hierzu macht zunächst der Zusammenschluss zweier Drüsenzellen (Taf. XX, Fig. 14). Man findet solche zweizelligen Gruppen bereits in der vorderen Körperhälfte (Taf. XIX, Fig. 6 dr). Ausser zweien sah ich auch Gruppen von drei, vier, sechs, ja bis 20 solcher Elemente; dies gilt namentlich von den Seiten der hinteren Körperhälfte, wiewohl die eine oder andere dieser Gruppen auch weiter vorn vereinzelt angetroffen wurde. Wir haben es bei diesen mehr-

zelligen Gebilden mit zusammengesetzten Drüsen zu tun (Taf. XIX, Fig. 10 dr; Taf. XX, Fig. 18, 19). An einzelnen Punkten hat sich das dünne Plattenepithel des Körpers (pl) in ein nicht allzu hohes zylindrisches (ze) umgewandelt. Unterhalb desselben bemerkt man einen von einer zarten Membran (z') umgebenen Hohlraum, der von flaschenförmigen Drüsenzellen (sch) mit langem Hals (ha) ausgefüllt ist. Es muss besonders hervorgehoben werden, dass jeder dieser Ausführungskanäle seinen eigenen Weg zwischen den Zellen des Zylinderepithels gesondert nach aussen findet, so dass es demzufolge ebensoviele Ausführungsporen (po) gibt als Zellen in der Drüse. Diese letzteren stehen ungefähr in gleichen Funktionsphasen. Die Grösse der Zellen und ihrer Kerne übertrifft zwar die der vereinzelt dastehenden Schleimzellen, sonst aber unterscheiden sie sich, abgesehen von dem etwas verengten Ausführungskanal, von jenen gar nicht. Die Kerne kann man häufig in Teilung begriffen sehen. Es machte auf mich den Eindruck, dass die Vermehrung der Zellen innerhalb der Drüsen eine ausserordentlich rege sein muss. An den Kernen der vereinzelten Schleimdrüsen habe ich niemals Teilungsstadien gesehen und nehme deshalb an, dass jene mehrzelligen Drüsen aus zwei getrennt entstandenen, aber unmittelbar nebeneinandergelegenen Schleimzellen (Taf. XX, Fig. 14) ihren Ursprung nehmen; von den zwei Zellen erzeugt dann eine jede Tochterzellen. Es kommt hierbei vor, dass die eine die andere überholt und dann sieht man innerhalb der grossen Drüse zwei Spezialgruppen, z. B. eine mit vier, die andere mit drei Zellen (Taf. XX, Fig. 18, 19).

Diese Schleimdrüsen sind zwar seit langer Zeit bekannt, doch ihre wahre Natur noch nie richtig erkannt worden. Orbigny (1835) war der erste, der sein Augenmerk auf sie lenkte. Ihm schienen sie besondere Organe der Respiration zu sein. Müller (1853, S. 336) erkannte in ihnen drüsige Organe, die an dünnen Stielen in die Leibeshöhle hineinhingen und daselbst flottierten; er stellte sich aber vor, dass sie nicht direkt sezernierende Organe sind, sondern auf eine unbekannte Weise die Atmung des Tieres, das an und für sich keine Atmungsorgane besitze, besorgen. Leuckart (1853, S. 246) deutet bereits auf die Entstehung dieser Gebilde aus einfachen Zellen durch endogene Bildung hin, durch die sie zu Zellhaufen werden. Sie sollen namentlich in der hinteren Körperhälfte angehäuft sein. Ursprünglich an der Ober-

fläche des Tieres entstanden, sinken sie allmählich in die Tiefe und hängen nunmehr bloss durch einen dünnen Stiel mit jener zusammen. Sie sind nach seiner Ansicht aber keine Drüsen, wie Müller meint, sondern Reservefettkörper, die mit denen der Arthropoden zu vergleichen wären. Müller und Gegenbaur (1854, S. 359) beschreiben die Drüsen folgender Art: „An die äusseren Bedeckungen schliessen sich endlich noch eigentümliche drüsige Gebilde an. Sie erscheinen dem blossen Auge als weissliche Punkte, die sich vorzugsweise in der Gegend des oberen und unteren, hinteren Leberblindsacks finden; vielleicht sind sie mit den points tuberculeux identisch, welche d'Orbigny für rudimentäre Kiemen hielt, während sie Eydoux und Souleyet nicht finden konnten. Auch Leuckart erwähnt nichts davon." (Dies entspricht nicht den Tatsachen! Siehe oben S. 493. Verfasser.) „Genau untersucht besteht jeder solcher Punkt aus einer Gruppe granulierter Zellen, die an einem gemeinschaftlichen dünnen Stiele von der Wand des Leibes nach innen in dessen Höhle hineinhängen und dort im zirkulierenden Blute flottieren. Anwendung von Essigsäure trübt die Zellen etwas, macht ihre Konturen deutlicher und lässt eine gemeinschaftliche dünne Membran erkennen, welche die ganze Zellengruppe gegen die Leibeshöhle zu abschliesst. Es konnte später noch nachgewiesen werden, dass im Innern des Stieles eine Kommunikation (Fig. 2a) mit der äusseren Hautoberfläche existiert, welche in ein von den Zellen umgebenes zentrales Cavum sich fortsetzt (Fig. 26), so dass diese Gebilde gewissermassen als drüsige Einstülpungen der Haut erscheinen[1]). Die Frage, welcher Art die sekretorische Funktion sei, lässt sich wohl gegenwärtig kaum mit Sicherheit beantworten." Und in der Fussnote heisst es: „Ein sehr entwickeltes Hautdrüsensystem wurde von Gegenbaur bei Pneumodermon betrachtet, wo der sezernierte Stoff als feinkörnige Masse bei Einwirkung von Reizen plötzlich entleert wird."

Panceri (1873) erwähnt eigentümlicherweise von diesen Gebilden gar nichts. Sie hätten ihm, nachdem von seinen Vorgängern bereits beschrieben, nicht entgehen sollen, dazumal man sie beim Absuchen der Körperoberfläche des Tieres leicht findet. Auch in die Abbildung des ganzen Tieres hat er sie nicht eingezeichnet.

Bergh (1873) bestätigte die Angaben Müller-Gegenbaurs und war auch zuerst der Meinung, dass jene Gebilde

Hautdrüsen vorstellen. Als er aber 1892 zu ihrer Untersuchung nochmals zurückkehrte, kam er auf Grund seiner Untersuchungen, die er an Caliphylla gemeinsam mit Tringhese machte, zu einer anderen Auffassung. Die beiden Autoren fanden an jenem Tiere, dass das zentrale Harnorgan reduziert wird, während eine grosse Anzahl von mehrzelligen Hautdrüsen, deren Inhalt erwiesenermassen viel Harnsäure enthält, zur Ausbildung gelange. Bergh überträgt nun den bei Caliphylla gemachten Befund auf Phyllirhoë und meint, vielleicht könnten auch hier jene Drüsen mit der Rückbildung des zentralen Harnorganes, das ja auf einen blossen Beutel reduziert ist, in Beziehung gebracht werden.

Eine ganz kuriose Deutung der hier in Frage stehenden Drüsen schuf Günther (1903).

Es ist seit langem bekannt, dass hier und da Exemplare von erwachsenen Phyllirhoën bucephala gefunden werden, die an ihrem Fussrudimente ein eigentümliches Gebilde tragen. Dasselbe wurde von Müller, Gegenbaur und Kölliker im Jahre 1852 entdeckt. Müller (1853) glaubte, dass man es mit einer Meduse zu tun habe. In seiner zweiten Abhandlung über Phyllirhoë (1854), die er gemeinsam mit Gegenbaur lieferte, kam er von seiner ursprünglichen Ansicht ab und beschrieb das Gebilde als ein sonderbares Organ von Phyllirhoë, dessen Bedeutung ihm nicht bekannt sei. Krohn (1853) erkannte mit aller Bestimmtheit eine Meduse in jenem Gebilde, der er den Namen Mnestra parasites gab. Sie wurde später (1875) von Claus histologisch untersucht. Haeckel (1880) konnte ihr in seinem System keine richtige Stelle verschaffen, da ihre Gonaden und Otocysten ganz unbekannt waren. Günther (1903) machte es sich nun zur Aufgabe, jene Meduse gründlich von neuem zu untersuchen und in das System einzureihen. Er stellt sie in die Ordnung der Anthomedusen, Familie Cladomeniden, Unter-Familie Plaronemiden, Gattung Mnestra (Krohn). Dieser Autor will nun die Entdeckung gemacht haben, dass Mnestra parasites, die, wie erwähnt, so oft in Gemeinschaft mit Phyllirhoë angetroffen wird, ihre Entwicklung zum Teil im Körper der letzteren durchmache. Der Autor selbst schreibt folgendes hierüber: „In the younger specimens of Phyllirhoë, 7—14 millimetres in length, even though infested by Mnestra, I could find none of these phenomena, but in most (but not in all) of the older Phyllirhoë, of 20 millimetres and more

in length, the „young embryos“ were very, abundant, lying in the connective tissue of the mollusc. Drawings of a few are given upon plate 3. In the early stages the cells are grouped regularly enough. The 2, 4 and 8 cell stages[1]) may all be easily found in certain individuals. At the 16 and 32 cell stages the „young embryos“, are for the mose part of irregular contour, ellipsoidal rather than spherical and with a cell or two projecting beyond the others here and there and thus marring the symmetry of the whole. The cells are mostly vacuolated. Further than the 32 cell stages I could not trace the young embryos, but in several stages, they seemed to divide transversely.

In certain individuals of Phyllirhoë, there may be noticed local aggregations of tiny nuclei which stain well and which I believe may be the spermatozoa of the Mnestra. These nuclear aggregations secured in the connective tissue, in the neighbourhood of and rather posterior to the hermaphrodite glands of the Phyllirhoë. It is supposed that the sperm mother cells of the Mnestra wander to the position indicated and that the process of spermatogenesis occurs there. Fertilisation and the subsequent development would take place within the body of the Phyllirhoë of the embryo.“ Und an einer anderen Stelle (S. 48) meint er: „The migratory propensities of the germ cells of the Hydrozoa are universally acknowledged: is there any difficulty in imagining that germ cells which have originated in the manubrium of Mnestra are attracted by plentiful nutriment and wander into the nutrient liquids within the Phyllirhoë?“

Endlich will in letzter Zeit Vessichelli (1906) jene Bildungen der Körperoberfläche von Phyllirhoë richtig erkannt haben und beschreibt sie folgender Art: „Questi gruppi cellulari appariscono ad occhio nudo come piccole macchie biancastre, raccolte costantemente tanto a destra che a sinistra in due distinte zone; l'una in sopra del cieco postero dorsale, e l'altra in sotto del cieco postero-ventrale (Fig. 1). Nè nella regione codale nè nella metà anteriore del corpo ed ancora meno in prossimita della piede si constata la presenza di un solo di questi

[1]) It must be stated that in as much as it is not always easy to enumerate the exact number of cells in each embryo the numbers 8, 16, 32 must be taken as approximate only; or merely as descriptive terms to imply that the actual number of cells in the embryo is about that number.

cumuli. Esaminati a forto ingradimento in esemplari, preparati in toto (Fig. 2), qualunque sia il metodo usato, detti gruppi cellulari si vedono costituiti da parecchie cellule più o meno sferiche, il cui numero varia costantemente, da uno minimo di tre fino ad un massimo di venticinque. Il loro protoplasma è granuloso e contiene un grosso nucleo eccentrico sferico con uno a tre grossi nucleoli. Molti gruppi presentano delle cellule con protoplasma più o meno profondamente vacuolato, ridotto talvolta ad un sottilissimo strato periferico (Fig. 5).

Osservando lembi di cute staccati dall' animale questi gruppi cellulari si presentano come altrettante sferette pendule, e parecchi di essi lasciano chiaramente vedere un peduncolo sottile relativamente lungo per mezzo del quale sono attacati alla cute (Fig. 3).

Le sezioni transversali e sagittali di essemplari, communque fissati e colorati (ematossilina acetica di Ehrlich, ematossilina del Mallory, emallune e carmallune del Mayer, liquido del Boccardi, ematossilina ferrica) confermano la gia descritta struttura dei gruppi cellulari e fanno riconoscere in tutte le masse del gruppo una zona periferica dove sono respinti i nuclei ed una zona chiara centrale dalla quale talvolta più sorprendersi l'origine di un sottilissimo e corto canalino, che si continua come scavato nel pedunculo di attacco, quando questo esiste, per sboccare all'esterno tra due cellule epiteliali cilindriche; queste si distinguono dalle altre della cute per essere molto più alte e per avere un nucleo più grosso (Fig. 3 e 4). I trattamenti usati e le reazioni ottenute mi autorizzano a considerare i gruppi cellulari di Phyllirhoë come glandole mucose pluricellulari."

Ich will nun darangehen, die hier mitgeteilten Angaben der verschiedenen Autoren mit meinen Befunden in Beziehung zu bringen und beginne mit Müller, beziehungsweise Müller-Gegenbaur (l. c.). Ich wiederhole an dieser Stelle, dass jene beiden Forscher der richtigen Auffassung der hier in Frage stehenden Gebilde am nächsten gekommen waren. Sie wussten bereits, dass sie es mit Hautdrüsen zu tun haben, die zumeist der hinteren Körperhälfte angehören. Auch eine zarte Membran, die diese Drüsen umgibt, war ihnen bereits bekannt. Irrtümlich dagegen finde ich die Darstellung der Drüsenzellen, sowie die Annahme eines zentralen Lumens im Innern der Drüse mit einem

einzigen Ausführungskanal. Dass bei einer solchen Erkenntnis den Autoren die Ableitung dieser mehrzelligen Drüsen aus den einzelligen entgangen ist, erscheint natürlich.

Ganz richtige Angaben über das Vorkommen dieser Gebilde macht auch Leuckart (l. c.). Es ist interessant, dass auch er bereits die Entstehung derselben aus einzelligen Elementen verfolgte und auch so fand, wie ich es jetzt bestätigen konnte. Die Drüsennatur hat er allerdings vollkommen verkannt. Sie kam erst bei Bergh (l. c.) zu ihrem vollen Rechte.

Was nun die Angaben Günthers (l. c.) anbelangt, so ist gegen sie gar vieles einzuwenden. Ohne Zweifel hat dieser Autor nichts anderes vor sich gehabt als die Entwicklung mehrzelliger Schleimdrüsen aus einzelligen, während er uns in derselben die jüngsten Stadien der Mnestra parasitica vorführen will. Ich kann nicht anders, als seine Untersuchungen im Hinblick darauf als ganz unvollkommen zu bezeichnen. Von einer richtigen Orientierung der dargestellten Schnitte kann keine Rede sein; es könnten bei einer solchen Bilder, wie sie in Fig. 10, 11 und 14 zu sehen sind, nicht zustande kommen. Es ist allerdings nicht so leicht, in den Besitz schöner Querschnitte von Phyllirhoë zu gelangen; gerade solche sind aber zu der richtigen Erkenntnis der fraglichen Gebilde unumgänglich notwendig. Ich bin überzeugt, dass Günthers Schnitte von Phyllirhoë mehr oder weniger schief, vielleicht auch nahezu Längsschnitte sind, jene Hautdrüsen daher immer schief oder quer getroffen wurden; und gerade deshalb ist ihre Deutung eine ganz irrige. Auch tritt die Zahl der Zellen 2, 4, 8, 16 und 32 nicht so regelmässig auf, wie der Autor meint; übrigens bemerkt er in der Fussnote zu diesem Punkte, dass jene Zahlen nicht so streng zu nehmen sind, da eine exakte Zählung der Zellen nicht möglich sei. Demgegenüber behaupte ich, dass man die Zahl der Zellen eines jeden solchen Zellhaufens bei gelungener Tinktion und ununterbrochener Serie gut feststellen kann, besonders im Hinblicke darauf, dass die Zellen und ihre Kerne sehr gross sind. Dass bei dieser Zählung die idealen Zahlen 2, 4, 8, 16 und 32 (so hohe wie die letzte habe ich nie angetroffen) nicht immer vorzufinden sind, sondern auch 3, 5 und andere ungerade auftreten, ist dahin zu erklären, dass es gleich beim zweizelligen Stadium vorkommen kann, dass sich beide Zellen nicht gleichzeitig weiter teilen und demzufolge

aus dem zweizelligen Gebilde ein dreizelliges hervorgeht. Es ist natürlich, dass diese Ungleichheit die weitere Teilung nach 2^n illusorisch machen kann. Es ist überdies zu vermerken, dass Günther über die spätere Entwicklung und das Schicksal der angeblichen Mnestra-Embryonen nichts Bestimmtes sagen kann: „The further history", schreibt er, „of the „young embryos" is unknown. It is possible, that they may develope into planulae which make their way out of the Phyllirhoë either before or after its death, lead a free swimming existence for a time and finally settle upon other Phyllirhoë and grow into the mature Mnestra. Or, they may in the free state grow into medusae which settle upon the Phyllirhoë. In any case we are met with the difficulty of imagining how a small organism endowed with comparatively feeble swimming powers can succeed in attaching itself to a particular region of the surface of a much stronger swimmer. The „throat" of the Phyllirhoë is invariably marked by the special development of glandular cells, even in specimens which appear not to have been infested by Mnestra: it is possible that a secretion exuded from this region may attract the Mnestra. And certainly, if the Mnestra attached itself to most other parts of the Phyllirhoë, the swimming powers of the latter would be greatly impaired."

Ebensowenig einwandfrei, wenn auch nicht in jenem Grade wie die Untersuchungen Günthers, sind die von Vessichelli (l. c.). Es ist nicht möglich, sich auf Grund seiner Darstellungen das richtige Bild jener Hautdrüsen, was Bau und Funktion anbelangt, vorzustellen. Der Grund hierfür liegt darin, dass dieser Autor einiges anführt, was den Tatsachen nicht entspricht. Er mag wohl nicht gut fixiertes Material untersucht haben; für ein solches spricht die Fig. 20 deutlich. Präparate, in denen sich mir derartige Bilder boten, schaltete ich von meinen Studien aus, weil solche imstande sind, irrige Anschauungen zu erwecken. Wenn ich auf das Besondere der Beschreibung Vessichellis eingehen soll, so muss ich zunächst behaupten, dass der Ort, den er für das Vorkommen der Hautdrüsen anführt, nicht der ausschliessliche, wie er meint, sondern nur der vornehmliche ist; dies haben bereits alle Autoren vor ihm bestätigt und ich muss es von neuem behaupten. Ich habe zweizellige Drüsen an Querschnitten, die unmittelbar hinter dem Kopfe geführt wurden, wiederholt an-

getroffen (Taf. XIX, Fig. 6), drei- und mehrzellige, allerdings seltener, in der vorderen Körperhälfte sowohl an Totopräparaten als auch an Schnitten. (Bei der photographischen Aufnahme des ganzen Tieres, Taf. XIX, Fig. 2, habe ich besonders auf die Hautdrüsen eingestellt; sie erscheinen als weisse Punkte [dr]. Man sieht, dass solche auch in der vorderen Körperhälfte vorkommen.) Die Zellen der Drüsen sind durchaus nicht, wie der Autor schreibt, kugelig, sondern typisch flaschenförmig und mit einem langen Hals versehen. Nur wenn man die Drüse im Schnitte quer oder schief trifft, wird jene kugelige Form vorgetäuscht. Der Kern liegt stets basal. Der Zellinhalt liefert das Bild der jeweiligen Funktionsphase der Drüsenzellen; er ist körnig oder verquollen und dann vakuolisiert. In einem Zustand aber, wie ihn die Fig. 20 vorführt, befindet er sich normalerweise niemals Ein gemeinsamer Ausführungskanal ist in den Hautdrüsen niemals vorhanden, es gibt vielmehr ebenso viele Kanäle, als Schleimzellen da sind und dazu alle von beträchtlicher Länge. Im übrigen glaube ich, dass Vessichelli mit seiner Beschreibung und Darstellung jener Gebilde über das bereits Müller und Gegenbaur Bekannte nicht hinausgekommen ist.

Es muss jedenfalls merkwürdig erscheinen, dass, Panceri ausgenommen, keiner der älteren oder jüngeren Autoren auf den Gedanken gekommen ist, die einzelligen oder mehrzelligen Drüsen der Körperoberfläche von Phyllirhoë mit dem Leuchten dieses Tieres in Zusammenhang zu bringen. Mir wäre es bereits jetzt ein Leichtes, die endgültige Deutung beider Gebilde hier durchzuführen. Wenn ich es aber noch nicht tue, so geschieht dies aus dem Grunde, weil ich zunächst noch andere Zellelemente, die etwa mit den Lichtquellen vertauscht werden könnten, berücksichtigen will. Ich glaube, dass nur auf diese Weise eine Beweisführung zur richtigen Auffassung des Leuchtvorganges bei diesem Tiere möglich sein wird.

Die Chromatophoren.

Da sind es zunächst am konserviertem Material grosse, ausgeprägt kugelige Zellen (Taf. XX, Fig. 24—26, Fig. 30 chr), die am ganzen Körper, die Tentakeln ausgenommen, namentlich aber am Kopfe vorkommen. Sie liegen stets unmittelbar unter der Haut. Ihr Durchmesser beträgt 25—35 μ, der Kern ist ellipsoid,

10 μ lang, stets basal gelegen und sehr selten zu entdecken dies letztere aus dem Grunde, weil der Inhalt der Zellen sehr gierig Farbstoffe aufnimmt und den Kern leicht unsichtbar macht. Überdies enthält aber schon das Plasma der Chromatophoren von Natur aus seine eigene Farbe, die von dem Reichtum lichtgelber, unregelmässig geformter Pigmentkörnchen (p) herrührt. Ich habe den Kern dennoch gefunden, allerdings in wenigen Zellen und zwar an äusserst feinen Schnitten eines Materials, das kurze Zeit mit Osmiumsäure fixiert war: diese letztere scheint die Tinktionsfähigkeit des Zellplasmas im Vergleiche zum Kern zu verringern, so dass dieser dann deutlich hervortritt. Die Zellhaut (z) ist ziemlich dick.

Ich halte diese Zellen für die Chromatophoren des Tieres, denn tatsächlich ist es dort, wo sie am meisten vorkommen, das ist am Kopfe und den Körperrändern, leicht rosagelb im Leben gefärbt, welche Erscheinung auf den pigmentierten Zellinhalt zurückzuführen ist. Am Körper sonst kommen Chromatophoren nur spärlich vor, als dass sie dort eine mit blossem Auge wahrnehmbare Verfärbung des Tieres herbeiführen könnten.

Die Chromatophoren der Phyllirhoën scheinen nach Art derer bei Cephalopoden zu funktionieren. Wenigstens entdeckte ich an denen des Kopfes (Taf. XX, Fig. 25, 30 chr), dass Muskelfasern (mu) radiär zu ihnen hinziehen und an der Zellhaut inserieren. Die Chromatophoren des Körpers (Taf. XX, Fig. 26) ruhen in ziemlich tiefen Einstülpungen der Haut und dürften ebenfalls Kontraktionen, beziehungsweise Expansionen vollführen. Die Muskelfasern (mu), welche dies bewerkstelligen, liegen wie das übrige Muskelsystem des Körpers knapp unter der Oberfläche in einer seichten, muldigen Vertiefung und sind radiär orientiert.

Pigmentzellen an Phyllirhoë bucephala hat bereits Leuckart (1851) gesehen. Doch die Beschreibung und Abbildung derselben ist bei ihm so mangelhaft, dass ich nicht mit Sicherheit sagen kann, ob er die hier in Frage kommenden Zellen meint. Dieser Zweifel entfällt bei den Darlegungen Müllers (1853). Dieser Autor wusste bereits von „Zellen, welche von körniger Masse erfüllt, bei durchfallendem Licht manchmal bläulich erscheinen, und bald eine zackige, platte, bald eine nach allen Richtungen gleichmässig rundliche Gestalt haben. Manchmal unterscheidet

man überdies eine Menge radial von der Zelle abgehender Fasern, so dass die grösste Ähnlichkeit mit den Chromatophoren der Cephalopoden entsteht.“ Auf dasselbe ungefähr läuft die Beschreibung der Pigmentzellen in der Abhandlung Müller-Gegenbaurs (1854) hinaus, nur dass die Autoren das Vorhandensein eines eigenen Pigmentes innerhalb der Zellen in Abrede stellen (siehe Zitat dieser Arbeit S. 488); die Abbildung eines Chromatophors lässt einiges zu wünschen übrig.

Panceri scheint, wie die Beschreibung und Abbildung verraten, Chromatophoren nur in ausgespanntem Zustande gesehen zu haben. Indessen glaube ich, dass er auch öfters die rein kugeligen im Kontraktionszustand vor sich hatte und arg mit den sogenannten Müllerschen Zellen vertauschte; denn es ist mir aufgefallen, dass die intensive Schwärzung durch Osmiumsäure, die er als eine besondere Eigenschaft dieser letzteren hervorhebt, bei mir gerade nicht auf diese, sondern auf die Chromatophoren passt. Er ist ferner im Irrtum, wenn er behauptet, dass die Chromatophoren am Kopfe, an den Seiten und am Schwanze des Tieres fehlen. Ich habe sie bloss auf den Fühlern vermisst.

Die Lippendrüsen.

Eine andere Art von Zellen habe ich noch auf dem Kopfe, namentlich in der Umgebung des Mundes von Phyllirhoë gefunden (Taf. XX, Fig. 27—32 ldr). Hier auf den Lippen, insbesondere derer Innenseite, bildet ein sehr hohes Zylinderepithel die Bedeckung (ze). Unter diesem liegen grosse Zellen von birnförmiger Gestalt, 65—70 μ lang, 30—35 μ breit. Sie haben einen basalen, grossen, elliptischen Kern (Taf. XX, Fig. 29 k). Sie sind entweder prallvoll oder zum Teil mit einem homogenen Inhalte gefüllt und lassen denselben durch einen Hals (ha), der sich zwischen den hohen Zylinderzellen des Epithels zu einem Becher (be) erweitert, reichlich entströmen. Die Tinktionen ergeben, dass es unzweifelhaft Schleimzellen sind. In der Literatur fand ich diese Zellen nur einmal und zwar bei Vessichelli (l. c.) beschrieben und abgebildet. Ich lasse hier seine Worte folgen: „Nella parte mediana delle cellule connettivali e delle fibre muscolari labiali si osserva un cumulo di grosse cellule glandolari molto sviluppate rispetto alle altre cellule glandolari (Fig. 13). Esse sono ammas-

sate in soto dell'epitelio interno del labbro, che ivi mostrasi molto alto in confronto dell'epitelio esterno. Queste cellule (Fig. 11, 12) sono piriformi a collo largo e non nettamente diviso dalla parte rigonfiata della cellula. Hanno un grosso nucleo, sferico, talvolta anche falcato, a contorno molto netto, e provisto di uno o due nucleoli. Il nucleo è, quasi sempre addossato al fondo della cellula. Il protoplasma si mostra di aspetto molto spongioso. Presso l'estremità distale del collo di dette cellule si osservano spesso gruppi, di grossi granuli giallognoli, che sono specialmente addensati presso lo strato epiteliale interno del labbro, dove appunto le cellule glandolari vanno a terminarsi coi loro colli tra le cellule epiteliali."

Aus dem hier Angeführten ersieht man, dass die Beschreibung weniger einwandfrei ist als die Abbildungen, die jener Autor zu seinem Texte liefert. Diese letzteren sind offenbar wiederum nur schiefen Schnitten entnommen. Davon zeugt der Umstand, dass Vessichelli keine der Schleimzellen ganz, das heisst auch mit ihrem Halsteile, darstellt und demzufolge von diesem auch nicht alles zu sagen weiss; er lässt ihn unter der Mitte einer Zylinderzelle verschwinden. Die Schnitte, denen die Bilder Fig. 22, 23 entnommen wurden, müssen überdies dick gewesen sein, denn einmal erscheint dort die Schleimzelle zwei-, das andere Mal dreikörnig. Solche Bilder boten sich auch mir wiederholt, ich erkannte aber immer, dass ich es mit zwei oder drei übereinanderliegenden Zellen, deren jede einkörnig ist, zu tun habe. Ebenso, wie die Mehrzahl der Kerne, erkläre ich mir den dort eingezeichneten Kanal im Innern der Zellen, demzufolge das Sekret nur den zentralen Teil des Halses passieren sollte. Meinen Befunden zufolge ist auch dies nicht richtig, der abgesonderte Schleim entweicht vielmehr als homogene Masse in der ganzen Weite des Halses. Dass endlich der Inhalt dieser Drüsenzellen „nello spazio ch'e tra le labbra e le mascelle" (offenbar ist die Mundhöhle damit gemeint) entleert wird, dürfte nicht ausschliesslich, sondern teilweise zutreffen, denn ich habe einige dieser Drüsenzellen mit Ausführungskanälen aussen am Kopfe, auf Teilen also, die auch bei etwaiger Einstülpung der Lippen niemals in das Innere der Mundhöhle kommen können, gefunden. Doch gegen die Ansicht Vessichellis, dass diese Zellen den Buccal- oder Lippendrüsen anderer Gastropoden homolog sind, habe ich

nichts einzuwenden, dazumal ich die bei den alten Autoren stets beschriebenen Speicheldrüsen bei Phyllirhoë überhaupt nicht angetroffen habe.

Die Hautsinnesorgane.

Bei der Durchsicht meiner Schnittserien von den Fühlern der Phyllirhoën mit starken Vergrösserungen fiel mir der Reichtum an eigenartigen, charakteristischen Gebilden auf (Taf. XX, Fig. 21, 22). Unmittelbar unter dem Epithel der Oberfläche bemerkte ich, dass mehrzellige Gruppen, an die je ein Nerv herantritt, auf einem äusserst dünnen Stiel in das Innere der Fühler hineinragen. Sie haben die Gestalt von schlanken Flaschen. Anfangs konnte ich nicht mehr feststellen, als dass zwei bis acht Zellen einem solchen Komplex angehören. Dies erkannte ich aus der Anzahl der gut färbbaren Kerne. Die Zellen selbst konnte ich jedoch nicht unterscheiden. Erst bei entsprechender Anwendung der Beleuchtung erkannte ich, dass Gebilde vorliegen, die mit den Sinnesknospen der niederen Vertebraten eine grosse Ähnlichkeit haben. Es gehört ein jeder der Kerne, die ich gleich anfangs sah, einer ungefähr 20 μ langen, spindelförmigen Zelle an. Das Plasma dieser Zellen ist homogen, nicht tingierbar; es entsendet einen langen, sehr zarten Fortsatz gegen die Oberfläche des Tieres. Leider konnte ich in keinem Falle sicherstellen, ob derselbe in ein Sinnesstäbchen oder Sinneshaar endet. Zu jedem Zellkomplex entsendet der Tentakelnerv einen Zweig ab.

Da ich an einigen sonderbaren Formen der Kerne (Taf. XX, Fig. 23) erkannte, dass die einzelnen Spindelzellen Teilungen eingehen, kam ich auf die Idee, ob nicht neben den mehrzelligen Organen auch einzellige aufzufinden wären. In der Tat gelang es mir, allerdings nur ein einzigesmal, am Ende einer Nervenfaser, die vom Fühlernerven an die Oberfläche zog, eine zwiebelähnliche, 10 μ lange Zelle zu entdecken, die bis auf den Umstand, dass sie nicht so schlank war wie die Zellen jener Komplexe, ihnen vollständig glich (Taf. XX, Fig. 20). An dieser Zelle konnte ich einen äusserst dünnen Fortsatz des Plasmas (st) bis zur Oberfläche verfolgen; ob er über diese frei hervorragt, konnte ich nicht gut erkennen.

Jedenfalls berechtigen diese Befunde zu der Annahme, dass wir es hier mit primitiven Sinnesorganen zu tun haben. Diese

gehen durch Zellteilung aus dem einzelligen Zustande in den mehrzelligen über. Ihr vornehmlicher Sitz sind die Fühler, denn auf dem Körper sonst habe ich sie sehr selten angetroffen.

Mit Rücksicht darauf, dass ich die peripheren Ganglienzellen Panceris als junge Drüsenzellen entlarvt habe, ist nunmehr die Reihe der hier in Betracht kommenden Elemente der Körperhülle von Phyllirhoë erschöpft und ich kann mich dem zweiten Hauptteile meiner Arbeit, dem Leuchten, zuwenden.

Das Leuchten.

Die Luminiszens der Tiere ist eine alte, bekannte Tatsache. Zu allen Zeiten haben Freunde der Natur diesem geheimnisvollen Phänomen ihre Aufmerksamkeit geschenkt. Während man sich aber früher zumeist damit begnügte, festzustellen, dass dies oder jenes Tier leuchte, trat man in neuerer Zeit mit dem Fortschritt der Naturwissenschaften auch an dieses Rätsel mit nüchternem Geiste heran, um seine Lösung zu finden. Bisher ist es allerdings noch nicht gelungen, das Wesen des Leuchtvorganges zu ergründen, doch das, was man bereits erforscht hat, brachte uns jedenfalls dem angestrebten Ziele um ein gutes Stück näher und weist auch die Pfade, die zur endgültigen Lösung der Frage führen.

Die an verschiedenen leuchtenden Tieren vorgenommenen Untersuchungen haben gelehrt, dass das Leuchten entweder ein intra- oder ein extracelluläres sei; das erstere vollzieht sich innerhalb der Zelle, unbeschadet, ob eine Abscheidung eines Exkretes erfolgt oder nicht, das letztere dagegen geht ausserhalb der Zellen vor sich. Analog den Ausdrücken intra- und extracellulär werden die Bezeichnungen intra- und extraglandulär gebildet, wenn es sich nicht bloss um eine lichterzeugende Zelle, sondern um mehrzellige Drüsen handelt. In solchen Fällen ist es wiederum möglich, dass die Luminiszens intraglandulär und zugleich intracellulär, oder aber intraglandulär und zugleich extracellulär sei; das letztere dann, wenn die Zellen der Drüse ihr Sekret in ein zentrales Lumen ergiessen und das Leuchten erst daselbst statt hat. Das extraglanduläre Leuchten endlich muss stets auch extracellulär sein. Somit bestehen für die Art des Leuchtens folgende Möglichkeiten:

1. intracellulär
2. extracellulär

3. intraglandulär — intracellulär
4. intraglandulär — extracellulär
5. extraglandulär.

In dem intracellulären Leuchten sehe ich die Grundform aller übrigen Modifikationen des Phänomens. Es tritt bereits bei manchen Protozoen auf, wie bei Noctiluca, Ceratium, Thalassicola, Colozoum, Sphaerozoum und Pyrocystis. Das omnipotente Plasma dieser Urtiere, in dem ohnedies die Funktionen der Bewegung, Verdauung, Atmung, Fortpflanzung und Reizbarkeit ungeteilt vor sich gehen, führt bei den obengenannten Tieren noch speziell die der Luminiszens durch. Dass diese nur eine subordinierte Begleiterscheinung einer der anderen Funktionen wäre, ist nicht anzunehmen, sie ist ihnen ganz koordiniert, denn wenn es bei den mehrzelligen Tieren zur Aufteilung der Arbeit, die das Einzellige allein vollbracht hat, auf mehrere Organe, beziehungsweise Organsysteme kommt, dann gelangt auch die Luminiszens zu ihrem vollen Rechte und nimmt eigene Zellen (Leuchtzellen), beziehungsweise Zellkomplexe (Leuchtdrüsen — Leuchtorgane), im höchsten Falle ein ganzes System von Leuchtorganen für sich in Anspruch.

Welche Veränderungen mit dem Plasma eines solchen einfachen Protozoon während des Leuchtens vor sich gehen, hat noch niemand beobachten können. Vielleicht werfen aber folgende Befunde einiges Licht auf die Physiologie des Vorganges An Pyrocysteen, Colozoen und Sphaerozoen, die ich zum Leuchten gereizt hatte und sofort darauf mikroskopisch untersuchte, fand ich das Plasma viel reicher an gelblichen, stark lichtbrechenden Kügelchen als bei solchen, die ich zum Leuchten noch nicht veranlasst hatte. Ich überzeugte mich wiederholt von dieser Tatsache. Namentlich auffällig erschien sie mir bei den koloniebildenden Radiolarien; hier waren die grossen Kerne der Einzelindividuen nach dem Aufleuchten von einem dichten Kranze jener Kügelchen umgeben. Bei mikroskopischen Reaktionen stellte es sich heraus, dass jene Gebilde Fett sind; sie färben sich mit Scharlachrot intensiv rot, während das ganze übrige Tier samt dem Kerne farblos bleibt. Fettstoffe stehen schon seit langem in Verdacht, der Hauptfaktor des Leuchtphänomens zu sein. Das, was Radzisewski im Glase nachzuweisen gelungen ist, nämlich eine ganze Reihe von organischen Verbindungen unter Zutritt

von aktivem Sauerstoff zum Leuchten zu bringen, könnte vielleicht auch im lebenden Plasma vor sich gehen, vorausgesetzt, dass jene organischen Verbindungen im Plasma vorhanden sind. Das trifft nun in der Tat zu: Lecithin, Fette, Cholesterin, ätherische Öle u. a. m. sind stets Bestandteile desselben. Die Oxydation dieser Stoffe könnte das Plasma durch Vermittlung eines sauerstoffübertragenden Enzymes, einer sogenannten Oxydase, besorgen. Es ist allerdings bisher noch nicht gelungen, ein solches Leuchtsekret aufzufinden (die diesbezüglichen Untersuchungen von Dubois haben zurzeit noch keine Bestätigung gefunden), ich glaube aber nur aus dem Grunde, weil sich die Erforschung der Luminiszens der Tiere in dieser Richtung wenig oder gar nicht bewegt hat. Aber nach dem Befunde, den ich bei leuchtenden Protozoen gemacht habe, scheint es mir lohnend zu sein, der obenerwähnten Hypothese über die Entstehung des Lichtes bei Tieren weiter nachzugehen.

Ausser bei Protozoen habe ich intracelluläres Leuchten an Echinodermen beobachtet. Die diesbezüglichen Untersuchungen fallen in die neueste Zeit und wurden an leuchtenden Ophiuriden ausgeführt. Für diese Tiere war es zunächst fraglich, ob das Leuchten innerhalb gewisser Zellen, der Leuchtzellen, vor sich gehe, denn diese besitzen einen Ausführungskanal und zwar mitunter, von ganz bedeutender Länge. Es wurde aber erwiesen, dass diesem letzteren kein leuchtendes Sekret mehr, sondern bloss Umsatzstoffe eines solchen, innerhalb der Leuchtzellen enthaltenen nach aussen entströmt.

Das intracelluläre Leuchten ist an das Leben seines Trägers eng gebunden und erlischt mit dem Tode desselben. Es ist nicht möglich, leuchtende Substanz zu isolieren.

Die Luminiszens der Ophiuriden leitet uns bereits zu der zweiten obenangeführten Art des Leuchtens, nämlich dem extracellulären hinüber. Hier handelt es sich um leuchtende Stoffe, die das Innere der Zellen bereits verlassen haben und weiter leuchten. Als leuchtenden Schleim kann man diese Massen von gewissen Cnidariern und Würmern abwischen. Der Leuchtstoff lässt sich also von seinem Träger isolieren und bewahrt seine Leuchtkraft auch nach dem Tode desselben.

Das intraglandulär-intracelluläre Leuchten kann auf zweifache Art entstehen. Entweder treten nämlich Zellen mit intra-

cellulärem Leuchtvermögen zu Zellkomplexen, die wir als Leuchtorgane bezeichnen, zusammen, oder es bauen sich diese letzteren aus Zellen auf, die zwar extracelluläre Luminiszens früher besessen, später aber aufgegeben haben. Dementsprechend ist auch das Aussehen der Leuchtorgane: im ersteren Fall ohne, im letzteren mit inneren Hohlräumen; solche sind auf einen anfangs obliterierten, dann mehr oder weniger reduzierten Ausführungskanal oder auf einen zentralen Sammelraum zurückzuführen. Die Abscheidung eines isolierbaren Leuchtstoffes ist ganz ausgeschlossen; mit dem Träger der Leuchtorgane erlischt auch das Licht derselben. Beispiele für die Art dieses Leuchtens finden wir bei Leuchtkäfern und Fischen.

In manchen Fällen hat sich bei Leuchtorganen, die ihre Entstehung dem soeben geschilderten zweiten Modus verdanken, der Ausführungskanal nicht geschlossen und wir haben es dann mit Quellen des intraglandulär-extracellulären Lichtes zu tun. Die Beobachtungen hierüber wurden in neuester Zeit auf gewissen Fischen durchgeführt. Die Leuchtorgane besitzen zwar Ausführungskanäle, aber das in ihrem Innern aus Drüsenzellen hervorgehende Sekret leuchtet normalerweise nur in den Organen, ausserhalb derselben nur dann, wenn es gewaltsam entfernt wird.

Die letzte Art des Leuchtens ist das extraglanduläre. Es wird in reichlichem Maße ein Stoff abgesondert, der nach seinem Austritte aus den Drüsenzellen bereits im Innern des Organes leuchtet. Aber nicht genug daran, der Träger jener Leuchtdrüsen vermag auch das Sekret als leuchtendes in das umgebende Wasser auszustossen, wo es in Form von leuchtenden Kugeln oder Fäden eine Zeitlang zu sehen ist. Ein solches Leuchten lässt sich schön bei Sepiola beobachten.

Nach dieser kurzen Beschreibung der möglichen Formen der Luminiszens entsteht die Frage, wohin das Leuchten von Phyllirhoë bucephala einzureihen wäre. Die physiologischen Experimente haben uns völligen Aufschluss hierüber nicht gegeben. Allerdings wird der Umstand, ob sich ein Tier im Leuchten erschöpft und dann wieder erholt, von manchen Autoren als Beweis für extracelluläre, beziehungsweise extraglanduläre Luminiszens angeführt. Das Tier, so liest man, bedürfe einer Ruhepause zum Sammeln neuen Leuchtstoffes. Auch das Flackern des Lichtes soll ein Beweis für jene beiden Arten des Leuchtens

sein. Nach meinen Erfahrungen kann ich behaupten, dass diese beiden Eigenschaften nicht genug stichhaltig sind, da sie ebenso gut bei intracellulärem Leuchten wahrgenommen werden können. Von grösserer Bedeutung für die Entscheidung der Frage erscheint mir die Isolation des Lichtes. Auf Grund meiner diesbezüglichen Versuche, die, wie oben erwähnt, positiv ausfielen, lässt sich wohl mit grösster Wahrscheinlichkeit hier die Diagnose auf extracelluläre, beziehungsweise extraglanduläre Luminiszens fällen. Für eine solche spricht überdies ein Experiment Panceris Dieser Forscher liess Phyllirhoën an der Luft trocknen, um sich zu überzeugen, ob sie auch nach dem Tode zum Leuchten gebracht werden können. Es gelang ihm dies ohne weiteres mit Zuhilfenahme derselben Reizmittel wie bei lebenden Tieren, nämlich Süsswasser und Ammoniak. Ein Zweifel, dass es Leuchtbakterien gewesen sein können, die Panceri das Leuchten des toten Tieres vortäuschten, ist ausgeschlossen, denn ich überzeugte mich, dass Leuchtbakterien unter der Einwirkung des Ammoniak gerade das Gegenteil zeigen als leuchtende Tiere, nämlich kein Aufleuchten, sondern ein plötzliches Erlöschen auf immer. Ich sehe in der Anwendung des Ammoniak ein gutes Mittel zur Entscheidung, ob in dem einen oder anderen Falle Bakterienlicht oder Eigenlicht der Tiere vorliegt. Übrigens waren auch die von Panceri verwendeten Phyllirhoën so trocken, dass sie leicht zerbrachen. Ein solcher Nährboden wäre wohl für das Fortkommen einer Leuchtbakterienkultur nicht gut möglich. Es kann sich also nur um postmortales Eigenlicht des Tieres gehandelt haben: ein solches kommt aber, wie ich oben erläutert habe, dem extracellulären, beziehungsweise extraglandulären Leuchten zu.

Es ist nun die weitere Frage, ob die Ergebnisse der histologischen Untersuchungen der aus meinen und Panceris physiologischen Versuchen mit grösster Wahrscheinlichkeit gefolgerten Annahme der extracellulären oder extraglandulären Luminiszens nicht zuwiderlaufen. Dies ist nun durchaus nicht der Fall. Ich habe oben gezeigt, dass die Körperhülle von Phyllirhoë einen Reichtum an Drüsengebilden verschiedener Art aufweist. Es gibt dort ein- und mehrzellige Schleimdrüsen und Eiweissdrüsenzellen. Welche von diesen sind es nun, auf denen das Leuchten des Tieres beruht?

Der Reichtum und die Verteilung der Schleimzellen, beziehungsweise Schleimdrüsen auf dem Körper von Phyllirhoë sprechen deutlich dafür, dass es vor allem diese Elemente sind, denen das Tier seine Leuchtkraft verdankt. Die ersteren sind über den ganzen Körper verteilt, daher der allgemeine Lichtschimmer; am reichlichsten kommen sie auf dem Kopfe und den Konturen des Körpers vor; damit stimmt auch die erhöhte Leuchtkraft dieser Körperteile überein. Diese Schleimzellen bilden an den Seiten des Körpers unregelmässig verteilte mehrzellige Schleimdrüsen aus; durch ihre Summation muss auch eine erhöhte Wirkung zustande kommen, wie sie auch tatsächlich vorhanden ist, denn in dem allgemeinen Schimmer der Seiten treten unregelmässig verteilte Punkte durch ihr Licht besonders deutlich hervor (Taf. XIX, Fig. 3). Nicht unbeachtet bleibe ferner auch jene wichtige Wahrnehmung, dass die meisten gerade dieser Zellen und Drüsen in der Entleerungsphase stehen, was wohl damit im Einklange steht, dass ein jedes Tier sich vor dem Tode im Leuchten erschöpft.

Die Eiweissdrüsenzellen sind hingegen bei weitem nicht so zahlreich auf dem Körper des Tieres vorhanden wie die Schleimzellen. Ihre Verteilung korrespondiert auch durchaus nicht mit der Erscheinung des Lichtes; dennoch ist es nicht ausgeschlossen, ja vielleicht sogar wahrscheinlich, dass auch sie am Leuchten des Tieres Anteil nehmen. Es ist mir nämlich durchaus nicht entgangen, dass Eiweissdrüsenzellen, wenn auch vereinzelt, doch stets in unmittelbarer Nähe der Schleimzellen anzutreffen sind (Taf. XIX, Fig. 6 und Taf. XX, Fig. 15). Dieser Umstand machte in mir die Vermutung rege, es könnte das Licht von Phyllirhoë vielleicht auf folgende Weise zustande kommen: die Eiweissdrüsen produzieren ein Sekret, das an und für sich nicht leuchtet, sondern erst dann, wenn die Schleimzellen das ihre hinzutun. Nachdem nun diese letzteren, den obigen Befunden zufolge, wahrscheinlich unter der Kontrolle des Nervensystems stehen, ist das Leuchten vielleicht vom Willen des Tieres abhängig. Das sind nun freilich Hypothesen, die zu beweisen wohl kaum je gelingen wird. Mag dem nun aber wie immer sein, ob die Schleimdrüsen allein oder in Verbindung mit den Eiweissdrüsen die Luminiszens des Tieres herbeiführen, das eine steht sicher: das Leuchten von Phyllirhoë bucephala ist zunächst extracellulär. Wir haben dort

typische Drüsenzellen verschiedener Funktionsphasen mit Ausführungskanal und Ausmündungsporus gesehen. Was natürlich unsere Befunde weiter interessant und wichtig gestaltete, war die Entdeckung des Zustandekommens mehrzelliger Schleimdrüsen aus einzelligen. Die Zellelemente, die diese Drüsen zusammensetzen, sind dieselben, wie ihre isoliert am Körper dastehenden Mutter- oder Schwesterzellen. Eine jede von ihnen hat ihren eigenen Ausführungsgang und Porus bewahrt und dieselben so nahe als möglich an einander gerückt. Dass aber auch diese Zellen nun in Gemeinschaft so funktionieren wie jene vereinzelten, stützt sich nicht bloss auf die Deduktion ihrer Herkunft, sondern auch auf meine direkten Beobachtungen. Würde das Leuchten dieser mehrzelligen Drüsen im Inneren einer jeden ihrer Zellen vor sich gehen, dann müssten jene grossen, leuchtenden Punkte bei mikroskopischer Beobachtung in der Daraufsicht leuchtend dieselbe Kontur zeigen wie im nichtleuchtenden Zustande, das ist also die von unregelmässig gestalteten Zellhaufen. Dies ist nun aber nie der Fall; immer erscheinen jene grösseren Punkte regelmässig rund, was jedenfalls dem ausgeschiedenen Sekrete entspricht. Somit ist es erwiesen, dass das Leuchten von Phyllirhoë bucephala auch extraglandulär vor sich geht.

Die Entstehung von mehrzelligen Leuchtdrüsen, also Leuchtorganen aus einzelligen Elementen ist bisher sonst noch nirgends direkt beobachtet worden Man liess vielmehr einmal die Hypothese gelten, die besagt, es kämen die Leuchtorgane dadurch zustande, dass einzellige Leuchtdrüsen in näheren Verband miteinander treten, das andere Mal eine andere, derzufolge die Leuchtorgane von Sinnesknospen abstammen sollen. Ich sehe nunmehr auf Grund meiner Befunde an Phyllirhoë die erste der beiden Hypothesen verwirklicht und glaube, dass die letztere ganz in den Hintergrund treten muss.

Es ist aber weiter jetzt auch möglich, nach Tatsachen und nicht nach Hypothesen ein vollkommenes Bild von der phylogenetischen, ununterbrochenen Entwicklungsreihe der Leuchtorgane zu geben.

Was dem Protozoen-Plasma bisweilen als eine den anderen Funktionen koordinierte Eigenschaft innewohnt, ich meine das Leuchtvermögen, ist bei Metazoen auf bestimmte Zellen übertragen worden. Hier ist das Leuchten entweder intra-

cellulär geblieben wie bei den Einzelligen, oder aber aus uns unbekannten Gründen in ein extracelluläres übergegangen. In beiden Fällen kann es hierauf zu einer lokalen Vermehrung oder zum Zusammenschlusse der einzelligen Elemente zu Drüsen gekommen sein. Im ersten Fall entstand so ein Leuchtorgan ohne jeglichen Ausführungsgang, im letzteren ein solches mit so vielen Ausführungskanälen, als Zellen zusammengetreten waren. Diese Kanäle können sich auch als in der Mehrzahl überflüssig zu einem einzigen vereinigt haben. Wir sehen so Leuchtorgane mit mehreren oder einem Ausführungsgange vor uns. Bei Leuchtorganen der letzteren Art kann die sekretorische Tätigkeit der Zellen eingestellt worden sein, dieselben kehrten zu der phylogenetisch ursprünglichen Form des Leuchtens, der intracellulären, zurück. Dann war auch der einzige Kanal überflüssig, er obliterierte und wurde bis auf ein zentrales Lumen im Leuchtorgan reduziert. Schliesslich ist auch jenes geschwunden und bloss reichlich eingewuchertes Bindegewebe verrät seine einstige Existenz. Endlich konnte es geschehen, dass mehrere Drüsen mit persistierenden, spezialen Ausführungskanälen zu einem einzigen, grossen Organ zusammentraten; es konnten freilich auch deren Kanäle zu einem zusammenschmelzen und dieser dann wiederum der Obliteration oder Reduktion anheimfallen. Natürlich haben wir es in den letzten Fällen mit den höchstentwickelten Leuchtorganen im Tierreiche zu tun, auf deren Erklärung und richtige phylogenetische Ableitung wir ein halbes Jahrhundert gewartet haben. Es möge nicht absonderlich erscheinen, wenn hier von Linse, Reflektor, Pigmentmantel, Lidfalten, Muskeleinrichtungen u. a. m., wie derlei bei dem einen oder anderen Leuchtorgan vorkommen, mit keinem Worte Erwähnung getan wurde; diese Bestandteile sind als accessorische für die obige Darlegung nicht notwendig. Ich verfolgte nur den Zweck, eine zusammenhängende phylogenetische Entwicklungsreihe sämtlicher bei Tieren überhaupt bis jetzt vorgefundenen Formen der Lichtquellen zu geben; ich wüsste sonst keine einzige, die eine, von meiner leicht fasslichen Zusammenstellung, abweichende Auffassung beanspruchen könnte.

Die näheren Umstände, unter denen das Leuchten bei Tieren einsetzt, sind uns bisher unbekannt; sie werden wohl auch nach der Art der Luminiszens verschieden sein. Hinsichtlich des intracellulären und des intraglandulär-intrazellulären Leuchtens

tappen wir gar zu sehr im Finstern herum. Erscheint das Licht im status nascendi eines vom lebenden Plasma produzierten Stoffes oder bei dem Zerfall desselben? Oder kommt es vielleicht gar nicht zur Bildung eines solchen Stoffes? Diese und ähnliche Fragen mehr drängen sich uns unwillkürlich auf. Bei der Beantwortung derselben kommen wir leider über Hypothesen nicht hinaus. Beim extracellulären, beziehungsweise extraglandulären Leuchten liegen die Verhältnisse insofern einfacher, als wir von der Existenz eines Sekretes, das mit dem umgebenden Medium, sei es nun Luft oder Wasser, in Berührung kommen muss, um Licht von sich zu geben, überzeugt sind. Vielleicht geschieht dies auch so bei dem Produkt der Schleimdrüsen von Phyllirhoë ohne Mitwirkung der Eiweissdrüsenzellen. Die wahre Ursache der Lichterscheinung auch in diesem Falle werden wir indessen nicht eher begreifen, solange uns die Natur des Leuchtstoffes nicht genau bekannt sein wird.

Welchen biologischen Wert soll das Leuchten von Phyllirhoë bucephala haben? Wollen wir zunächst Umschau halten, welche Bedeutung sonst dem Lichte der Tiere beigemessen wird. Es steht unbedingt fest, dass vielen Tiefseetieren durch eine zweckmässige Beleuchtung der Dämmerung, beziehungsweise ewigen Finsternis in den tiefen Wasserschichten, der Nahrungserwerb erleichtert wird, sei es nun, dass sie ihre Beute besser sehen, sei es, dass sie eine solche durch ihr Licht in die Nähe locken. Nicht von der Hand zu weisen ist jene Erklärung, derzufolge spontanes Aufleuchten den Feind des Tieres abschrecken soll. Nach einer anderen Ansicht könnte in manchen Fällen das Licht der Tiefseetiere die Pigmentfarben der Oberflächentiere ersetzen und somit zur gegenseitigen leichteren Erkenntnis der Art dienen. Bei vielen leuchtenden Tieren ist uns indessen der Zweck des Lichtes ganz unbekannt, so z. B. bei den Protozoen, Cnidariern, Krustern und Ophiuriden.

Auch für Phyllirhoë erweisen sich die obigen Erklärungsversuche des Leuchtens als unzureichend. Das Tier gehört nicht der Tiefsee an, sondern lebt pelagisch. Seine Luminiszens würde also höchstens zur Nachtzeit zur Geltung kommen und ob gerade zum Nutzen des Tieres oder seinem Schaden, weiss ich nicht. Sollte man nun glauben, dass ein Feind, der etwa einen Angriff wagt, durch das Aufleuchten Phyllirhoës abgeschreckt wird? Dazu

scheint mir das Licht des Tieres zu milde, als dass es diese Wirkung hervorrufen könnte. Aber etwas anderes, allerdings ähnliches, glaube ich, ist es, das der Phyllirhoë ihr Licht zu nutze machen kann. Es ist mir, wie oben erwähnt, gelungen, Eiweissdrüsenzellen in der Körperhülle des Tieres nachzuweisen. Die eosinophile Eigenschaft dieser Gebilde hat mich auf den Gedanken gebracht, dass sie ein Gift, analog anderen Giftdrüsen, welche dieselbe mikrochemische Reaktion zeigen, absondern. Vielleicht ist also Phyllirhoë ein giftiges Tier und warnt, natürlich zur Nachtzeit, seine Angreifer durch eigenes Licht. Vielleicht lassen die Feinde auf dieses Warnungszeichen von ihrer Beute ab. Bei Tage ist ihnen jenes Signal nicht nötig, da sie die ihnen wahrscheinlich als giftig bekannte Phyllirhoë ohnedies gut sehen. Wir könnten also in diesem Falle das Leuchten gewissermassen einer Trutzfärbung gleichsetzen, eine Erklärung, die meines Wissens noch niemals in Erwägung gezogen wurde, hier aber als plausibel erscheint.

Zusammenfassung.

In der Körperhülle von Phyllirhoë bucephala kommen zwei Arten von Drüsenzellen vor und zwar Schleim- und Eiweissdrüsenzellen. Die ersteren zeigen die Neigung, mehrzellige Drüsen zu bilden, die letzteren bleiben stets vereinzelt.

Das Tier hat Chromatophoren mit zahlreichen Pigmentkörnchen. Sie funktionieren nach Art derer bei Cephalopoden.

Auf den Lippen der Phyllirhoë gibt es besonders grosse Schleimdrüsen, die diesem Mollusk die Speicheldrüsen ersetzen dürften.

Phyllirhoë bucephala besitzt ein- und mehrzellige Hautsinnesorgane; die letzteren zeigen einige Ähnlichkeit mit den Sinnesknospen der niederen Wirbeltiere.

Das Leuchten von Phyllirhoë bucephala erfolgt nur auf Reize hin. Es ist von zweierlei Art und zwar ein schwächeres, über den ganzen Körper, Fühler inbegriffen, verbreitetes, und ein intensiveres, auf einzelne Punkte des Körpers beschränktes: dieses letztere ist auf den Fühlern und am Schwanze überhaupt nicht, im hintersten Körperdrittel mehr als im ersten und zweiten wahrzunehmen. Die erste Art des Lichtes des Tieres rührt von Schleimzellen her. Das aus diesen einzelligen Drüsen kommende

Sekret leuchtet. Die intensiven Lichtpunkte an den Seiten des Tieres stammen von Leuchtorganen, die durch Kombination einzelliger Schleimdrüsen zustande kommen. Jede der einzelligen Drüsen behält auch im Verbande mit anderen ihren Habitus, das ist die Flaschenform und einen langen, separaten Ausführungskanal. Die Zahl der Drüsenzellen in den Leuchtorganen kann durch rege Teilung bis auf 20, vielleicht auch mehr heranwachsen.

Es ist interessant und wichtig, dass sich an ein und demselben Tier die Entwicklung der Leuchtorgane aus einzelligen Drüsen Schritt für Schritt verfolgen lässt.

Ob das Sekret der Schleimdrüsen allein oder unter Mitwirkung des von den Eiweissdrüsenzellen produzierten zum Aufleuchten kommt, ist nicht erwiesen. Sicherlich ist aber die Luminiszens von Phyllirhoë extracellulär, beziehungsweise extraglandulär.

Das Tier ist höchstwahrscheinlich giftig und der biologische Wert des Lichtes vielleicht analog dem der Trutzfärbung.

Inhaltsverzeichnis.

Bergh, R. (1873): Malacologische Untersuchungen: Semper, Reisen Archipel, Philipp. Wiesbaden. II. Teil, Bd. 2, S. 213—246, Taf. 25—30.

Derselbe (1892): Dasselbe, S. 647—1165.

Cantraine, F. di (1841): Nouv. Mém. de l'Acad. de Bruxelles. XIII.

Claus, C. (1897): Lehrbuch der Zoologie.

Costa, A. (1863): Sulla Filliroë bucephala: Rend. Accad. Sc. Napoli Anno 2, pag. 110.

Eschscholtz, J. F. (1825): Eurydice: Isis, S. 737, Taf. 5, Fig. 6.

Derselbe (1834): Eurydice: ibid., S. 267.

Günther, R. F. (1903): On the Structure and Affinities of Mnestra parasites Krohn; with a revision of classification of the Cladonemidae. M. Stat. Neapel, 16. Bd., S. 35, Taf. 2, 3.

Haeckel, E. (1880): System der Medusen. Jena.

Krohn, A. (1853): Über die Natur des kuppelförmigen Anhanges am Leibe von Phyllirhoë bucephalum. Arch. Naturg. Jhg., 19, Bd. 1, S. 278—281.

Leuckart, R. (1851): Über den Bau und die systematische Stellung des Genus Phyllirhoë. Arch. Naturg., Jhrg. 17, Bd. 1, S. 139—145, Taf. II.

Derselbe (1853): Nachträgliche Bemerkungen über den Bau von Phyllirhoë. Arch. Naturg., Jhrg. 19, Bd. 1, S. 243—252.

Macdonald, J. D. (1855): Observations on the anatomy and affinities of the Phyllirhoë bucephala Pér.: Proc. R. Soc. London, Vol. 7, S. 363; Mag. Nat. Hist., Vol. 15, S. 437.

Macdonald, J. D. (1855): Observations sur l'anatomie et les affinités du Phyllirhoë bucephala Pér. Institut, Tome 23, pag. 446.
Müller, H. (1853): Bau der Phyllirhoë. Z. wiss. Zool., 4. Bd., S. 335—337.
Müller, H. und Gegenbaur, C. (1854): Über Phyllirhoë bucephalum. Z. wiss. Zool., Bd. 5, S. 355—371, Taf. XIX.
Orbigny, A. de (1835—1843): Voyage dans l'Amerique meridionale, Vol. 5. Mollusques Paris, pag. 180—184, Pl. 20.
Panceri, A. (1873): Intorno alla luce che emana delle cellule nervose, della Phyllirhoë bucephala. Atti Soc. Napoli, Vol. 5, Nro. 14.
Pütter, A. (1905): Leuchtende Organismen. Sammelreferat, Z. allgem. Physiol., Bd. V, Sammelreferate, S. 17—53.
Quoy, J. R. C. und Gaimard, P. (1829—1834): Zoologie, Vol. 3. Voyage de la corvette l'Astrolabe, exécuté par ordre du roi pendant les années 1826—1829. Paris 1833, pag. 403, Pl. 27.
Schneider, A. (1858): Über die Entwicklung von Phyllirhoë bucephalum. Arch. Anat. Phys., S. 35, Taf. 3.
Souleyet, M. (1846): Anatomie des genres Glaucus, Phyllirhoë et Tergipes. C. R. Acad. Sc. Paris, Tome 22, pag. 473; Institut, Tome 14, pag. 92.
Vessichelli, N. (1906): Contribuzioni allo studio della Phyllirhoë bucephala Péron & Lesueur. Mitt. Stat. Neapel, 18. Bd., S. 105—135, Taf. V, VI.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XIX und XX.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

a = After
b = Buccalmasse
be = Becher
d = Darm
dr = Drüsen
e = Eiweisszellen
f = Fussrudiment
g = hermaphroditische Drüsen
gcv = cerebro-viscerale Ganglion
gp = pedale Ganglion
gs = stomatogastrische Ganglion
gt = Tentakel-Ganglion
h = Herz
ha = Halsteil
chr = Chromatophor
k = Kern
k' = Kern der Nervenplatte
l = Leberschläuche
ldr = Lippendrüsen
m = Mundöffnung
mu = Muskel
n = Nerv
npl = Nervenplatte
p = Pigment
pl = Plattenepithel
po = Ausführungsporus
r = Bojanussche Organ
s = Ösophagus
sch = Schleimzellen
sch' = junge Schleimzelle
st = Sinnesstäbchen
v = Magen
ve = vas efferens
z = Zellhaut
z' = Hüllmembran der Drüse
ze = Zylinderepithel

Tafel XIX.

Fig. 1. Ansicht einer ganzen Phyllirhoë bucephala. Photographie, Vergr. $3^1/_2$.
Fig. 2. Ansicht einer ganzen Phyllirhoë bucephala. Photographie mit besonderer Berücksichtigung der Körperhülle mit ihren Drüsen (dr), Vergr. 4.
Fig. 3. Bild einer im Dunkeln leuchtenden Phyllirhoë (nach Panceri).
Fig. 4, 5. Schleimzellen, Verg. 700.
Fig. 6. Querschnitt durch die vordere, dorsale Körperhälfte, Vergr. 600.
Fig. 7. Schleimzelle. Mikrophotographie, Vergr. 400.
Fig. 8. Schleimzelle mit herantretendem Nerven. Mikrophotographie, Vergr. 500.
Fig. 9. Junge Schleimzelle, Vergr. 500.
Fig. 10. Flächenansicht der dorsalen Körperkante, Vergr. 200.
Fig. 11. Schleimzelle mit mutmaßlicher Innervation, Vergr. 500.
Fig. 12. Schleimzelle mit mutmaßlicher Innervation, Vergr. 800.
Fig. 13. Eine besonders grosse, durch zwei Längsmuskelbündel eingeengte Schleimzelle, Vergr. 500.

Tafel XX.

Fig. 14. Zwei Schleimzellen: Beginn der Drüsenbildung, Vergr. 800.
Fig. 15. Benachbarte Schleim- und Eiweissdrüsenzelle, Vergr. 700.
Fig. 16. Eiweissdrüsenzelle, Vergr. 400.
Fig. 17. Eiweissdrüsenzelle, Vergr. 500.
Fig. 18. Zwei benachbarte Schleimdrüsen, Vergr. 350.
Fig. 19. Dasselbe, Mikrophotographie, Vergr. 350.
Fig. 20. Hautsinneszelle, Vergr. 520.
Fig. 21, 22. Hautsinnesorgane, Vergr. 700.
Fig. 23. Kernteilungsformen aus den Zellen der Hautsinnesorgane, Vergr. 1000.
Fig. 24, 25. Chromatophoren vom Kopfe des Tieres, Vergr. 570.
Fig. 26. Chromatophor vom Körper, Vergr. 600.
Fig. 27. Querschnitt durch die Lippe. Mikrophotographie, Vergr. 140.
Fig. 28. Querschnitt durch die Lippe. Mikrophotographie, Vergr. 440.
Fig. 29. Lippendrüsenzelle, Vergr. 440.
Fig. 30—32. Querschnitte durch Lippen. Mikrophotographie, Vergr. 440.

Nachtrag.

Während die vorliegende Arbeit im Drucke war, erhielt ich durch das Januarheft des Zoologischen Anzeigers Kenntnis von zwei vorläufigen Mitteilungen Borns über „Beiträge zur feineren Anatomie der Phyllirhoë bucephala“ in den Sitzungsberichten der Gesellschaft naturforschender Freunde in Berlin 1907. Es ist mir leider nicht vergönnt, auf die interessanten Ausführungen jenes Autors näher einzugehen, da die vorliegende Abhandlung unmittelbar vor dem Erscheinen steht. Die beiden Mitteilungen entbehren ohnedies jeglicher Abbildungen und werden in mancher Hinsicht noch eine Ergänzung erfahren; der Verfasser kündet wenigstens das Erscheinen einer umfassenden Abhandlung über den feineren Bau von Phyllirhoë an. So wird sich mir dann, wie ich hoffe, Gelegenheit bieten, Einzelheiten, soweit sie das von mir soeben bearbeitete Gebiet mit Rücksicht auf das Leuchtvermögen des Tieres berühren, näher zu diskutieren. Vorläufig möchte ich nur die interessante Tatsache hervorheben, dass auch Born bereits die giftige Natur Phyllirhoës erkannt hat und dass er ferner, ohne auf die Lichtquellen des Tieres näher einzugehen, es als höchstwahrscheinlich hinstellt, dass nicht bloss eine, sondern zwei Drüsenzellarten am Leuchtvorgange beteiligt sein dürften.

Der Einfluss der Spermatozoiden auf die Blastula.

Von

J. H. F. Kohlbrugge.

Hierzu eine Textfigur.

Im XII. Bande der „Zeitschrift für Morphologie“ gab ich eine Arbeit über den Einfluss der Spermatozoiden auf den Uterus heraus, welche in der nächst erscheinenden Lieferung dieser Zeitschrift durch eine zweite vervollständigt werden wird. Ich will hier nur erwähnen, dass die Spermien die ganze Mucosa uteri durchdringen und mit den Zellen der Mucosa sich verbinden. Nachdem dies festgelegt worden war, wünschte ich die Frage zu beantworten, ob die Spermien, welche, wie aus obengenannten Untersuchungen hervorging, so lange Zeit im Uterus lebensfähig bleiben, auch noch Verbindungen mit dem bereits befruchteten Ei der Morula oder Blastula eingehen.

Bei den hier untersuchten Fledermäusen behält das Ei lange Zeit seine Zona pellucida, es teilt sich das Ei bis zu 64 und mehr Furchungskugeln, ohne an Grösse zuzunehmen, und ist stets von seiner Zona umschlossen. Sieht man in diesen Stadien Spermien in der Nähe des Eies, dann fällt sofort auf, dass sie sich niemals in der Richtung des Eies bewegen, nie senkrecht mit den Köpfen auf dem Ei stehen, sondern an diesem vorüber ziehen. Im Gegensatz zum unbefruchteten Ei und zu den noch nicht mit Spermien gesättigten Mucosazellen (vergl. oben zitierte Arbeit) übt das sich teilende, von seiner Zona umgebene Ei also keine chemotaktische Wirkung auf die Spermien aus.

Ganz andere Bilder zeigen sich, wenn schliesslich die Zona platzt, und die Blastula aus ihr hervortritt. Ich habe die jüngeren Stadien, denen das Entoderm fehlt, nicht abgebildet, sondern gebe hier eine noch frei schwebende Blastula mit vollständig ausgebildetem embryonalem Knoten und Entoderm. Wir sehen nun, wie die Spermien von allen Seiten herbeieilen und auf die Blastula losziehen. Die Schwänze sind nicht angegeben, da sie bei der angewendeten Methode ungefärbt blieben. Man sieht weiter, dass sie in die Zellen des Trophoblasts (Chorion) eindringen, wo sie meist den Kernen dieser Zellen unmittelbar

anliegen. Ich kann hier auf die Frage nicht näher eingehen, was weiter aus diesen Spermatozoiden wird, sondern muss auf die zweite oben erwähnte Arbeit hinweisen, in welcher die Vermutung begründet wird, dass die Spermien direkt in die Kerne eindringen und dort sich zu Nukleolen umwandeln. Was dort von den Zellen der Mucosa gilt, gilt auch für die Zellen des Trophoblasts.

Wenn man die vielen Spermien sieht, welche in den Trophoblast eindringen und weiter erwägt, dass das Ei von der Befruchtung bis zum Morulastadium keine Grössenzunahme zeigt, dann kann man den Gedanken kaum zurückweisen, dass die bei

der frei schwebenden Blastula eintretende Zunahme wenigstens teilweise den Spermien zuzuschreiben sei, welche den Zellen den zu weiteren Teilungen nötigen Nährstoff liefern.

Aber auch wenn die Blastula an die Mucosa uteri festgeklebt ist, ja wenn sie eine Schleimhautbucht ganz ausfüllt, sodass sie überall der Mucosa anliegt, sieht man zwischen Mucosa und Blastula viele Spermatozoiden, die aus ihren Schlupfwinkeln in den Drüsengängen der Mucosa hervorzutreten scheinen, um sich mit der Blastula zu vereinigen. Nur bei grösseren Blasen, wenn also die Beziehungen zur Uteruswand inniger geworden sind, sieht man keine Spermien mehr, sie sind dann auch wohl nicht

mehr nötig. So überraschend diese Tatsachen zu sein scheinen, so schliessen sie sich doch an einen älteren Fund Bonnets an, der aber wenig beachtet und in seiner Bedeutung nicht weiter verfolgt wurde: „Ich selbst fand", schrieb Bonnet, „noch $17^1/_2$ Tage nach der letzten Begattung auf der Oberfläche einer Hundekeimblase, deren Embryonalschild schon eine Rückenfurche zeigte, unter dem in Auflösung begriffenen Prochorion, in allen ihren Teilen vollkommen erhaltene Spermien".[1]) Ob sie auch in die Keimblase eindrangen, wurde wohl nicht untersucht.

Unsere Figur verdient nun noch weitere Beachtung, denn sie zeigt, dass die Spermatozoiden auch in den embryonalen Knoten eingedrungen sind, ja sich dem Entoderm anlegen. Diese Tatsache, welche an zwei Blastulae konstatiert wurde, scheint mir von grosser Bedeutung zu sein. Der herrschenden Auffassung nach beruht die Befruchtung auf der Vereinigung von zwei Zellen, wobei aber (Säugetiere) nicht nur die weibliche immer weit grösser ist, sondern auch das befruchtete Ei weiter im weiblichen Organismus ernährt wird. Da musste es auffallen, dass der erbliche Einfluss der Mutter nicht grösser ist als der des Vaters, der seine vererbbaren Anlagen nur durch ein einziges Spermatozoid übertragen konnte. An dieser Auffassung dürften die neuen Tatsachen manches ändern, denn, wenn nicht nur die Mucosa uteri, sondern auch die Blastula und der embryonale Knoten von vielen (wohl einigen Millionen) Spermatozoiden durchsetzt werden, dann stehen dem Vater allerdings noch andere Wege offen, um das Kind zu beeinflussen ausser durch das eine das Ei befruchtende Spermatozoid. Dann ist es auch durchaus nicht ausgeschlossen, dass manche Kohabitation, welche der eigentlichen befruchtenden folgt, vielleicht sogar mit einem Zwischenraum von 8—14 Tagen noch weitere Spermatozoiden dem Ei zusendet, welche dieses beeinflussen können. Ich will mich hier nicht weiter auf theoretische Erörterungen einlassen und nur den Wunsch aussprechen, dass durch Nachprüfung bei anderen Tieren recht bald festgestellt werden möge, ob hier eine Erscheinung vorliegt, die für alle Säugetiere und vielleicht auch einige niedere Vertebraten angenommen werden muss.

Utrecht, 20. Januar 1910.

[1]) Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgesch., Bd. IX, 1899, S. 867.

Die Entwicklung des Skeletts bei Schafen
unter normalen Bedingungen, bei unzulänglicher Ernährung und nach Kastration der Schafböcke in frühem Alter[1]).

Von

Prof. **N. Tschirwinsky**

in Kiew.

Der Wuchs des Skeletts und die damit verbundene Formveränderung der einzelnen Knochen und ihrer Komplexe ist bis jetzt noch wenig erforscht. Auch über die Gewichtszunahme des Skeletts und die Verteilung des Gewichtszuwachses in der Zeit ist wenig bekannt. Die durch ungenügende Ernährung in frühem Alter und Kastration der Schafböcke in frühem Alter hervorgerufenen Abweichungen von der normalen Entwicklung haben gleichfalls noch keine systematische Bearbeitung erfahren. Der Verfasser sucht in nachstehender Arbeit diese Lücken auszufüllen, und zwar nach folgendem Plane: die Form-, Grössen- und Gewichtsunterschiede der verschiedenen Skeletteile von Embryonen (beginnend mit $2^1/_2$ monatigen[2]), neugeborenen Tieren und erwachsenen Individuen festzustellen, die normale Entwicklung des Skeletts bei reichlicher Fütterung[3]) junger Tiere zu verfolgen, sodann diejenigen Abweichungen von der Norm zu studieren, die durch ungenügende Ernährung des Organismus im Laufe der ganzen postembryonalen Entwicklungsperiode oder eines Teiles

[1]) Die vorliegende Mitteilung ist ein kurzer Auszug aus einer grösseren Arbeit, die in den „Nachrichten des Kiewer Polytechnischen Instituts“ für das Jahr 1909 gedruckt und ausserdem als selbständiges Buch (in russischer Sprache) herausgegeben wurde. Die Arbeit ist mit 103 Abbildungen (Phototypien) und vielen Tabellen versehen.

[2]) Die Trächtigkeit beim Schafe währt ca. 5 Monate.

[3]) Die Tiere wurden mit Heu (im Sommer mit Gras), Getreide (Hafer, bisweilen Gerste) und Leinkuchen gefüttert. Das Futter wurde anfangs in einer dem Appetit der Tiere entsprechenden Menge verabfolgt. Mit dem Alter von $1^1/_2$ Jahren wurden die Korn- und Leinkuchenportionen vermindert, um dem Fettwerden der Tiere vorzubeugen. Bei solch einem Ernährungsregime entwickelten sich die Tiere rasch und erreichten im Alter von $1^1/_2$ Jahren und in einigen Fällen auch schon ein wenig früher das für das betreffende Tier gefundene maximale Lebendgewicht.

derselben hervorgerufen werden[1]) und endlich zu bestimmen, wie die in frühem Alter vorgenommene Kastration der Schafböcke sich an der Entwicklung ihres Skeletts und dessen Besonderheiten äussert.

Es wurden die Skelette von Schafen verglichen, die nicht nur zu derselben Rasse gehörten, sondern auch nahe miteinander verwandt waren.

Da die individuellen Unterschiede sogar nahe verwandter Tiere mitunter recht bedeutend zu sein pflegen und diese individuellen Abweichungen unbekannten Ursprungs die Resultate der Versuche stark beeinflussen können, so wurden die Versuche an möglichst zahlreichen Exemplaren angestellt.

In der Versuchsreihe, die in der landwirtschaftlichen Peters-Akademie bei Moskau vorgenommen wurde, sind gegen 120 Skelette, darunter einige von Embryonen, untersucht worden.

In Summa wurden ausser den Kontrollskeletten von Hausschafen verschiedener Rassen für diese Untersuchung gegen 130 Skelette bekannter Herkunft verwendet.

Zur vollständigeren Charakterisierung der Entwicklung des Skeletts bei guter Ernährung des Tieres wurden ausser der absoluten Grösse des Zuwachses (der Gewichtszunahme) während eines gegebenen Zeitraumes noch die sogenannten Wachstumskoeffizienten (Koeffizienten der Gewichtszunahme) bestimmt, die durch Dividieren der Grösse (des Gewichtes) des untersuchten Skeletteils zu Ende der Entwicklungsperiode durch die Grösse (das Gewicht) desselben zu Beginn dieser Periode erhalten werden. Die Wachstumskoeffizienten zeigen, um wievielmal sich die Dimensionen (das Gewicht) des gegebenen Skeletteils vergrössern.

Die Vergleichung der Wachstumskoeffizienten der verschiedenen Skeletteile für einen gewissen Zeitraum zeigt, ob das Wachstum der Knochen proportional vor sich geht oder nicht. Wenn die Koeffizienten einander gleich sind, ändert sich das gegenseitige Verhältnis der Grösse (des Gewichts) der Skeletteile nicht, wie sehr auch der absolute Zuwachs verschieden wäre.

[1]) Über die Fütterung der unzulänglich ernährten Tiere und deren Entwicklung siehe das Original S. 148 und 149, 154 und 155, 183 und 184, 198—201, 214 und 215.

Sind die Wachstumskoeffizienten irgend eines Skeletteiles in verschiedenen Richtungen ungleich, so weist das darauf hin, dass sein Wachstum von einer Formveränderung begleitet ist.

Die Bestimmung des absoluten Zuwachses und der Wachstumskoeffizienten für die zweite Hälfte des embryonalen Lebens und für die ganze postembryonale Entwicklungsperiode gibt uns aber kein vollständiges Bild vom Entwicklungsgang des Skeletts. Zwei Skeletteile mit gleichem absolutem Zuwachs und mit gleichem Wachstumskoeffizienten können sich z. B. mit durchaus verschiedener Schnelligkeit entwickeln. Ein gegebener Skelettabschnitt kann im Laufe der ganzen Entwicklungsperiode gleichmässig, oder mit sich ändernder Schnelligkeit usw. wachsen. Deshalb hat der Autor noch den mittleren Monatszuwachs im Laufe von kürzeren Zeiträumen berechnet, soweit das vorhandene osteologische Material das gestattete. Die Grösse des mittleren Monatszuwachses in verschiedenen Abschnitten der Entwicklungsperiode illustriert anschaulich die Veränderung der Schnelligkeit der Entwicklung des Skeletts in der Zeit.

Um schliesslich eine klare Vorstellung von der Reifestufe oder der Nähe des endgültigen Grössenzustandes (des Endgewichts) des untersuchten Skelettabschnitts bei Embryonen und jungen Tieren in verschiedenen Momenten ihrer Entwicklung zu erhalten, werden die Dimensionen (die Gewichte) verschiedener Skeletteile, die noch nicht zu voller Entwicklung gelangt sind, in Prozenten ihrer Grösse (ihres Gewichts) bei den als Vergleichsobjekte dienenden erwachsenen Tieren ausgedrückt. Eine solche Vergleichung gibt auch einen annähernden Hinweis auf die Zeit, in deren Verlauf die verschiedenen Skeletteile ihre wahrscheinliche endgültige Grösse erreichen.

Die Genauigkeit derartiger Bestimmungen hängt natürlich von der Wahl der miteinander zu vergleichenden Tiere ab. Wenn bei den erwachsenen Tieren die Dimensionen (das Gewicht) der zu vergleichenden Skeletteile diejenige Grenze überschreiten, die sie bei der abgeschlossenen Entwicklung des jungen Tieres erreichen können, oder umgekehrt — sind Fehler unvermeidlich. Deshalb hat der Autor sich nicht damit begnügt, junge Tiere mit einem mittleren erwachsenen zu vergleichen, sondern dieselben noch, soweit das zu Gebot stehende anatomische Material das

zuliess, mit naheverwandten, unter günstigen Bedingungen aufgewachsenen Exemplaren verglichen [1]).

Die durch das Alter bedingten Besonderheiten des Skeletts.

Schädel.[2]) 1. Der junge Schädel ist relativ [3]) breiter als der ausgewachsene normal entwickelte. Die grösste relative Breite weist der Schädel eines $2^1/_2$ monatigen Embryo auf. Mit dem Alter des Embryo sinkt diese relative Breite. Von der Geburt an beginnt der umgekehrte Prozess: die relative Schädelbreite nimmt zu und erreicht ihre maximale Grösse ungefähr im Alter von 1—$1^1/_2$ Monaten, worauf sie abzunehmen beginnt; doch bis zum Alter von 10 Monaten sind die Verschiedenheiten in der relativen Breite des jungen und des erwachsenen Schädels bei Vergleichung von Schädeln nahe verwandter Tiere leicht zu erkennen. Vom 15. Monate an lassen sich die Unterschiede nicht mehr genau nachweisen, obschon sie sich wahrscheinlich doch auch nicht völlig verwischen.

2. Die Luftlinie zwischen dem unteren Rande des Foramen occipitale magnum und dem Ausschnitt der Gaumenknochen ist am Schädel von neugeborenen Lämmern relativ grösser und der Abstand zwischen dem Ausschnitt der Gaumenknochen und dem unteren Rande der Zwischenkieferknochen verhältnismässig kleiner als beim erwachsenen Tiere. Der bequemeren Vergleichung halber drücken wir sowohl diesen als auch jenen Abstand in Prozenten der basilaren Schädellänge aus. Mit dem Alter des Lammes verwischen sich diese Unterschiede ziemlich schnell.

[1]) Die als Versuchsobjekt dienende nordische kurzschwänzige Schafrasse, die im Gouvernement Moskau und den nördlicher von demselben gelegenen Gouvernements des europäischen Russland gezüchtet wird, zeichnet sich durch beträchtliche Fruchtbarkeit aus; die Mutterschafe werfen gewöhnlich in einem Wurfe nicht weniger als zwei Junge; die Geburt von Drillingen ist keine grosse Seltenheit. Die in Russland gezüchteten nordischen kurzschwänzigen Schafe sind der deutschen Heidschnucke sehr ähnlich. Die Wahl einer fruchtbaren Rasse für die Versuche beschleunigte die Anhäufung von osteologischem Material. Dessenungeachtet erforderte das Sammeln desselben gegen 14 Jahre.

[2]) Über Schädelmessung siehe S. 9 und 10 des Originals.

[3]) Die relative Schädelbreite findet man, wenn man die Querdurchmesser in Prozenten der basilaren Schädellänge ausdrückt.

Die Unterschiede zwischen Schädeln von Embryonen und erwachsenen Tieren in der relativen Grösse der in Punkt 2 erwähnten Abstände sind noch beträchtlicher als die Unterschiede zwischen den Schädeln erwachsener Tiere und neugeborener Lämmer.

Obwohl der Abstand zwischen dem unteren Rande des Foramen occipitale magnum und dem Ausschnitt der Gaumenknochen ja nicht vollkommen der Länge des Hirnschädels entspricht, und ferner der Abstand zwischen diesem Ausschnitt und dem unteren Rande der Zwischenkieferknochen nicht der Länge des Gesichtsteils des Schädels, so weisen nichtsdestoweniger die angeführten Unterschiede zwischen dem jungen und erwachsenen Schädel auf eine verhältnismässig starke Entwicklung des Hirnschädels bei Lämmern und Embryonen und auf eine schwache Entwicklung des Gesichtsteils des Schädels bei ihnen hin.

3. Zu den Eigentümlichkeiten des jungen Schädels ist noch eine beträchtliche Vorwölbung der Stirn zu rechnen. Bei neugeborenen Lämmern, wenn sie schon Ansätze zu Hörnern haben, ist diese Besonderheit sehr deutlich ausgeprägt, verwischt sich aber bei den gehörnten Individuen (den Schafböcken) bei günstigen Entwicklungsbedingungen bereits im Alter von 1 Monat.

Wirbelsäule.[1]) Bei neugeborenen Lämmern beiderlei Geschlechts ist der Halsteil der Wirbelsäule relativ kürzer[2]), der Brustteil aber relativ länger als bei erwachsenen Mutterschafen; bei erwachsenen Schafböcken ist umgekehrt: der Halsteil der Wirbelsäule etwas kürzer und der Brustteil länger als bei Lämmern beiderlei Geschlechts. Analoge Unterschiede lassen sich auch bei Vergleichung der Wirbelsäulen von Embryonen und erwachsenen Tieren bemerken. Die vermerkten Unterschiede sind übrigens nicht scharf ausgeprägt und verwischen sich bald mit dem Alter der Lämmer.

Rippen.[3]) Bei neugeborenen Lämmern sind die Rippen flacher als beim erwachsenen Tiere; diese Unterschiede verwischen sich im Alter von zirka 10 Monaten oder vielleicht noch früher.

[1]) Über die Messung der Wirbelsäule vgl. S. 35 und 36 des Originals.

[2]) Die relative Länge wird in Prozenten der Länge der drei Hauptteile der Wirbelsäule (des Hals-, Brust- und Lendenteils) ausgedrückt.

[3]) Über die Messung der Rippen vgl. S. 66 des Originals.

Becken (os innominatum)[1]. Das os innominatum ist bei neugeborenen Lämmern verhältnismässig schmäler[2] als beim erwachsenen Tiere; die Unterschiede sind so in die Augen springend, dass sie sich leicht ohne Messung feststellen lassen; noch bei 10monatigen Tieren hält es nicht schwer, dieselben zu bemerken. Bei Embryonen ist das Becken relativ breiter als bei neugeborenen Lämmern, und zwar sind die Unterschiede um so beträchtlicher, je jünger der Embryo ist.

Schulterblatt.[3] 1. Bei neugeborenen Lämmern ist das Schulterblatt bedeutend schmäler als bei erwachsenen Schafen[4]: doch trifft man bereits bei 1—3monatigen Lämmern die gleichen Verhältnisse zwischen Länge und Breite des Schulterblatts an, wie sie auch bei ihnen nahe verwandten erwachsenen Tieren gefunden werden. Übrigens schwankt die Grösse des Verhältnisses zwischen Länge und Breite des Schulterblattes sogar bei blutsverwandten Tieren stark, wodurch die genaue Bestimmung des Alters, in dem die Unterschiede in der Form des jungen und vollkommen entwickelten Schulterblatts sich verwischen, sehr erschwert wird.

2. Der zweite Unterschied zwischen einem jungen und völlig entwickelten Schulterblatt besteht in der Kontur des oberen Randes: bei neugeborenen Lämmern liegt der am meisten hervorragende Punkt in demjenigen Teile desselben, der nach hinten und unten von der Crista scapulae gelegen ist, und zwar ungefähr in der Mitte desselben, während dieser Punkt bei der normal entwickelten Scapula gewöhnlich an der Kreuzungsstelle des oberen Randes mit der Fortsetzung der Crista scapulae liegt. Die vermerkte Eigentümlichkeit der jungen Scapula ist im Alter von 4 Monaten noch deutlich zu bemerken.

[1]) Über die Messung des Beckens (os innominatum) vergleiche Seite 70 des Originals.

[2]) Zur Bestimmung der relativen Grösse der Querdurchmesser des Beckens werden dieselben in Prozenten der Länge ausgedrückt.

[3]) Über die Messung des Schulterblatts vergleiche Seite 84 und 85 des Originals.

[4]) Es ist die Rede von der relativen Breite des Schulterblatts, die man nach der Grösse des Verhältnisses von Länge und Breite des Schulterblatts beurteilt; je grösser dieses Verhältnis ist, desto schmäler ist das Schulterblatt.

Röhrenknochen.[1]) 1. Eine der am meisten charakteristischen Besonderheiten der jungen Röhrenknochen ist — ihre Feinheit. In Zahlen wird diese Eigentümlichkeit durch das Verhältnis der Länge des Knochens zu seinem Volumen oder durch die Menge von Längeneinheiten (mm), die auf die Volumeinheit (1 ccm) kommen, ausgedrückt. Je dünner der Knochen ist, eine desto grössere Anzahl von Längeneinheiten kommt auf die Volumeinheit. Am stärksten ist diese Eigentümlichkeit bei Embryonen ausgeprägt, sodann bei neugeborenen Lämmern, wie das aus Tabelle 1 ersichtlich.

Tabelle 1.

	Oberarmbein	Mittelhand	Oberschenkelbein	Schienbein	Mittelfuss
Erw. Mutterschafe (im Mittel) . . .	**2,14**	**6,62**	**2,27**	**3,50**	**6,58**
Erw. Mutterschafe (Schwankungen) . .	1,90—2,59	5,29—7,93	1,91—2,87	2,86—4,68	5,28—8,01
Erw. Schafböcke (im Mittel) . . .	**1,53**	**4,895**	**1,665**	**2,575**	**4,775**
Erw. Schafböcke (Schwankungen) . .	1,52—1,54	4,76—5,03	1,64—1,69	2,54—2,61	4,63—4,92
Neugeb. Lämmer (im Mittel) . . .	**7,64**	**12,37**	**7,05**	**9,175**	**12,66**
Neugeb. Lämmer (Schwankungen) . .	6,94—8.58	11,04—14,81	6,63—7,80	8,06—10,39	11,46 -14.46
4 monatiger Embryo	12,15	20,30	11,58	14.95	20,73

Bei erwachsenen Tieren ist der dickste Knochen der Humerus, bei 4monatigen Embryonen und neugeborenen Lämmern das Femur. Der Platz der übrigen nach der Grösse des Verhältnisses von Länge und Volumen in absteigender Reihe angeordneten Knochen ändert sich nicht mit dem Alter.

Bei erwachsenen Tieren ist diese Reihe wie folgt angeordnet: 2. Femur, 3. Tibia, 4. Metatarsus, 5. Metacarpus; bei neugeborenen Lämmern und 4monatigen Embryonen haben wir folgende Reihenfolge: 2. Humerus, 3. Tibia, 4. Metacarpus, 5. Metatarsus.[2])

[1]) Über die Messung der Röhrenknochen vgl. S. 99 und 100 des Originals und über die Bestimmung ihres Volumens S. 100.

[2]) Beim erwachsenen Tiere ist der Platz des Metacarpus und Metatarsus nicht beständig: bald ist der erstere dünner, bald der letztere; die Unterschiede sind übrigens nicht gross.

2. Die zweite Eigentümlichkeit junger Röhrenknochen besteht in der verhältnismässig starken Entwicklung der Epiphysen und in schwacher Entwicklung der Diaphysen.

Wachstum des Skeletts.

I. Die Vergrösserung der linearen Dimensionen der einzelnen Knochen und ihrer Komplexe.

Schädel. Beim Studium des Wachstums des Schädels ist es unerlässlich, dass wir unsere Aufmerksamkeit auf das Wachstum desselben in der Längs- und Querrichtung richten, da der Schädel in verschiedener Richtung nicht proportional wächst.

Die mittleren Koeffizienten für die ganze postembryonale Periode sind:

1. der basilaren Schädellänge 2,20 (2,27)
2. des Querdurchmessers der Jochbeinbögen 1,94 (2,00)
3. des Abstandes zwischen den Zentren der Supraorbitallöcher . . . . . 1,63 (1,75)[1])

In runden Zahlen beträgt der Koeffizient des Schädelzuwachses in den Jochbeinbögen in der postembryonalen Periode gegen $^9/_{10}$ und die Abstände zwischen den Zentren der Supraorbitallöcher gegen $^3/_4$ des Koeffizienten des Zuwachses der basilaren Schädellänge.

Infolge des ungleichmässigen Wachstums in verschiedenen Richtungen ändert der Schädel mit dem Alter beständig seine Form.

Die mittleren Koeffizienten des Schädelwachstums nach verschiedenen Richtungen in der zweiten Hälfte des embryonalen Lebens und für die ganze postembryonale Entwicklungsperiode sind wenig voneinander verschieden.

Die absolute Wachstumsschnelligkeit oder der mittlere Monatszuwachs der basilaren Schädellänge ist am bedeutendsten in der zweiten Hälfte des embryonalen Lebens (wie es scheint zwischen $2^1/_2$—4 Monaten) und während der ersten 30—40 Tage des Luftlebens, wonach das Tempo des Längenwachstums des Schädels ziemlich schnell abnimmt.

Bei einem $2^1/_2$monatigen Embryo übersteigt die basilare Schädellänge und die Breite desselben in den Jochbeinbögen die erstere 20 % und die letztere 25 % ihrer wahrscheinlichen end-

[1]) Geringere Koeffizienten bei Mutterschafen, grössere bei Schafböcken.

gültigen Werte, während der Abstand zwischen den Zentren der Supraorbitallöcher fast 33 % seines wahrscheinlichen endgültigen Wertes gleichkommt.

Im Verlaufe von $2^1/_2$ Monaten (der zweiten Hälfte) des embryonalen Lebens wächst der Schädel beträchtlich, und seine basilare Länge ist bei neugeborenen Lämmern um etwas kleiner als 50 %, der Querdurchmesser in den Jochbeinbögen: kommt fast 50 % gleich und der Abstand zwischen den Zentren der Supraorbitallöcher beträgt fast 60 % des wahrscheinlichen endgültigen Wertes.

Im Alter von 10 Monaten erreicht die basilare Schädellänge (gegen) 80 % und die Querdurchmesser 90—100 % ihres Grenzwertes. Infolge der bedeutenden individuellen Unterschiede ist es kaum möglich, den Zeitpunkt des Aufhörens des Schädelwachstums genau festzustellen, doch ist es sehr wahrscheinlich, dass das Wachstum in der Längsrichtung etwas später aufhört als das in der Querrichtung.

Bei Schafböcken und Mutterschafen erreichen die linearen Dimensionen des Schädels ihre Grenzwerte im Verlaufe eines fast gleichen Zeitraumes.

Wirbelsäule. Der mittlere Verlängerungskoeffizient der ersten drei Abschnitte der Wirbelsäule (des Hals-, Brust- und Lendenteils) ist für die zweite Hälfte der embryonalen Periode etwas kleiner (2,45 und 2,46) als für die postembryonale Entwicklungsperiode (2,57 und 2,72).[1])

Charakteristisch für das Wachstum der Wirbelsäule ist die überaus rasche Verlängerung derselben in den ersten $1^1/_3$ Monaten des Luftlebens. Die Wachstumsschnelligkeit in dieser Periode lässt die der zweiten Hälfte des embryonalen Lebens weit hinter sich. Der mittlere Monatszuwachs der Wirbelsäule in der Längsrichtung übertrifft in den ersten 40 Tagen des Luftlebens beinahe um zweimal (1,97 mal im Mittel für Tiere beiderlei Geschlechts) den mittleren Monatszuwachs für die zweite Hälfte der embryonalen Periode. Der Unterschied in der Grösse des mittleren Monatszuwachses der basilaren Länge des Schädels in der zweiten Hälfte des embryonalen Lebens und in den ersten $1^1/_3$ Monaten des postembryonalen Lebens ist viel geringer, und zwar übersteigt

[1]) Geringere Koeffizienten bei Mutterschafen, grössere bei Schafböcken.

der mittlere Monatszuwachs der basilaren Länge des Schädels in den ersten 40 Tagen des Luftlebens (im Mittel für Tiere beiderlei Geschlechts) nur um 1,235 mal denjenigen für die zweite Hälfte der embryonalen Periode.

Beim $2^1/_2$ monatigen Embryo übersteigt die Länge der drei ersten Abschnitte der Wirbelsäule nicht 15—16 % ihrer wahrscheinlichen endgültigen Grösse. Die basilare Schädellänge reicht in der Mitte der embryonalen Periode näher an ihren wahrscheinlichen endgültigen Wert heran.

Bei neugeborenen Lämmern ist die Länge der Wirbelsäule etwas kleiner als 40 % der endgültigen Länge (folglich wieder weiter hinter der endgültigen Länge zurückbleibend als die basilare Schädellänge); doch bereits im Alter von drei Monaten lässt sich das umgekehrte vermerken. Beim 3 monatigen Lamme erreicht die Länge der drei ersten Abschnitte der Wirbelsäule 75 % und die basilare Schädellänge nur 70 % des Grenzwertes. Im Alter von zwei Jahren kommt die Länge der Wirbelsäule (bei Tieren beiderlei Geschlechts) der für das betreffende Tier endgültigen nahe. Die Schnelligkeit, mit welcher die Wirbelsäule sich ihrer endgültigen Länge nähert, ist bei Tieren von verschiedenem Geschlecht annähernd gleich.

Becken. Das Becken[1]) wächst in verschiedenen Richtungen nicht proportional und sein Wachstum ist mit Formveränderung

[1]) Der Anschaulichkeit halber führen wir in der untenstehenden Tabelle 2 die absoluten Werte der Wachstumskoeffizienten des Beckens in verschiedenen Richtungen auf, desgleichen (in Klammern) in Prozenten das Verhältnis zwischen den Koeffizienten des Wachstums in querer Richtung und in der Längsrichtung:

Tabelle 2.

Entwicklungsperiode	Länge des os innominatum		Grösster Querdurchmesser durch die Darmbeine		Breite des Beckenausganges (Abstand zwischen d. lateralen Aesten d. Sitzbeins überdem eirunden Loch).	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
Zweite Hälfte des embryonalen Lebens	**2,82** (100,0)	**2,81** (100,0)	**2,46** (87,2)	**2,37** (84,3)	**2,25** (79,8)	**2,05** (73,0)
Ganze postembryonale Periode	**2,43** (100,0)	**2,67** (100,0)	**3,45** (142,0)	**3,71** (138,9)	**3,98** (163,8)	**3,46** (129,6)

verbunden. In der zweiten Hälfte des embryonalen Lebens ist der Koeffizient des Längenwachstums bedeutender als der des Wachstums in der Querrichtung, weshalb das Becken sich verschmälert; in der postembryonalen Periode erfolgt das umgekehrte: die Koeffizienten des Wachstums in den Querrichtungen sind grösser als die Koeffizienten des Längenwachstums, infolgedessen sich mit dem Alter das Becken verbreitert.

Der mittlere Monatszuwachs des os innominatum für die Längsrichtung in den ersten $1^1/_3$ Monaten des Luftlebens übersteigt im Mittel für Tiere beiderlei Geschlechts um 1,67 mal den mittleren Monatszuwachs für die zweite Hälfte der embryonalen Periode. Der mittlere Monatszuwachs des Schädels und der drei ersten Wirbelsäulenabschnitte in beiden Perioden verhalten sich zueinander wie 1,235 und 1,97 : 100; dem os innominatum kommt folglich ein Platz zwischen beiden zu.

Mit zunehmendem Alter nimmt der mittlere Monatszuwachs in der Längsrichtung des os innominatum schnell ab, bedeutend schneller als der Längenzuwachs der ersten drei Wirbelsäulenabschnitte, und besonders des Schädels. Für die Zeit zwischen dem 3. und $5^1/_2$. Monat des Luftlebens ist der mittlere Monatszuwachs des os innominatum in der Längsrichtung um 6,38 mal geringer als in den ersten 40 Tagen desselben. (Die entsprechenden Verhältnisse für die basilare Schädellänge und die der drei ersten Wirbelsäulenabschnitte betragen 2,68 und 3,72.)

Nach Ablauf der ersten Hälfte des embryonalen Lebens stellt das os innominatum einen der am wenigsten entwickelten Skeletteile dar; seine Länge erreicht nicht einmal 15 % der endgültigen und die Querdurchmesser sind noch weiter von ihren endgültigen Werten entfernt.

Bei neugeborenen Lämmern nähert sich die Länge des os innominatum bereits 40 % der endgültigen (Ähnlichkeit mit der Wirbelsäule), und bei 3monatigen Lämmern macht die Länge des os innominatum, ebenso wie die der drei ersten Wirbelsäulenabschnitte $^3/_4$ der endgültigen Grösse aus. Ungefähr im Alter von 2 Jahren bei den Widdern, und etwas früher bei den Mutterschafen, nähert sich die Länge des os innominatum ihrer endgültigen.

Die Querdurchmesser des os innominatum kommen langsamer ihrer wahrscheinlichen endgültigen Grösse näher als das

mit dem Längsdurchmesser der Fall ist (beim Schädel umgekehrt); diese Unterschiede in der Wachstumsschnelligkeit lassen sich bis zum Alter von 15 Monaten verfolgen.

Schulterblatt. Der mittlere Koeffizient der Verlängerung des Schulterblatts für die zweite Hälfte des embryonalen Lebens (2,965) ist ein wenig grösser, als für die ganze postembryonale Periode (2,42 bei Mutterschafen und 2,59 bei Schafböcken). Die Koeffizienten der Vergrösserung der grössten Breite des Schulterblatts in beiden Perioden (im Mittel für Tiere beiderlei Geschlechts) unterscheiden sich fast gar nicht voneinander (2,9 in der embryonalen und 3,0 in der postembryonalen Periode).

Der mittlere Monatszuwachs des Schulterblatts in der Längsrichtung erreicht sein Maximum in den ersten $1^1/_3$ Monaten des postembryonalen Lebens; er ist um 1,37 mal grösser als der mittlere Monatszuwachs in der zweiten Hälfte des embryonalen Lebens.

Die Verringerung des mittleren Monatszuwachses mit zunehmendem Alter ist so bedeutend, dass schon zwischen dem 3. und $5^1/_2$. Monat des Luftlebens der mittlere Monatszuwachs um 4,7 mal kleiner ist als der maximale.

Zu Beginn der zweiten Hälfte des embryonalen Lebens erreicht das Schulterblatt nicht einmal 14% seiner endgültigen Länge; in die Breite ist es noch weniger entwickelt. Bei neugeborenen Lämmern beträgt die Länge gegen 40%, die Breite gegen 34% der endgültigen (im Mittel für Tiere beiderlei Geschlechts). Im Alter von $4^1/_3$ Monaten beträgt die Länge des Schulterblatts etwas weniger als $^3/_4$ (73,7) der wahrscheinlichen endgültigen. Im Alter von ungefähr zwei Jahren beim Schafbocke und von $1^1/_2$ Jahren beim Mutterschaf nähert sich die Schulterblattlänge ihrem endgültigen Wert.

Röhrenknochen.[1]) Bei allen bis hierzu behandelten Skeletteilen (ausser os innominatum und scapula) erwiesen sich die Koeffizienten des Längenwachstums in der zweiten Hälfte des embryonalen Lebens als etwas kleiner (beim os innominatum und bei der scapula als unbedeutend grösser) als für die ganze postembryonale Periode. Bei allen Röhrenknochen ohne Ausnahme sind die Wachstumskoeffizienten in der zweiten Hälfte des embryonalen Lebens beträchtlich grösser als für die ganze

[1]) Folgende Knochen wurden untersucht: Humerus, Radius, Metacarpus, Femur, Tibia und Metatarsus.

postembryonale Periode. Im Laufe von $2^1/_2$ Monaten des embryonalen Lebens vergrössert sich die Länge der hauptsächlichsten Röhrenknochen um 3,18—3,69 mal, während die Länge der am stärksten wachsenden Röhrenknochen für die ganze postembryonale Entwicklungsperiode bei Schafböcken etwas mehr und bei Mutterschafen etwas weniger als zweimal zunimmt.

Im Verlaufe des embryonalen Lebens weisen Metatarsus und Metacarpus die bedeutendsten Koeffizienten (3,69 und 3,54) auf, in der postembryonalen Periode — Femur und Tibia (das erstere 1,94 und 2,08, die letztere 1,95 und 2,08). (Geringere Koeffizienten bei den Mutterschafen, grössere bei den Widdern.) Die Längenwachstumskoeffizienten des Metacarpus und Metatarsus sind während der postembryonalen Periode kleiner als bei den übrigen Röhrenknochen.

Nach der Grösse der Verlängerungskoeffizienten bilden die Röhrenknochen bei Mutterschafen und Schafböcken folgende Reihe in aufsteigender Ordnung: Metacarpus, Metatarsus, Humerus, Radius, Femur und Tibia. Bei Schafböcken sind die Koeffizienten des Femur und der Tibia gleich (2,08), während sie bei Mutterschafen unbedeutend differieren (Femur 1,94, Tibia 1,95).

Eine andere charakteristische Eigentümlichkeit des Längenwachstums der Röhrenknochen besteht darin, dass der mittlere Monatszuwachs in der Längsrichtung in den ersten $1^1/_3$ Monaten des Luftlebens bei ihnen (vielleicht mit Ausnahme des Femur) geringer ist als in der zweiten Hälfte der embryonalen Periode.[1]) In beiden Perioden zeigt das Femur einen fast gleichen Zuwachs.

Die bedeutendste Verringerung des mittleren Monatszuwachses zeigen Metacarpus und Metatarsus. (Der mittlere Monatszuwachs in der zweiten Hälfte des embryonalen Lebens beträgt für den Metatarsus um 1,70 und für den Metacarpus um 1,72 mal mehr als in den ersten $1^1/_3$ Monaten des Luftlebens, während derselbe für die anderen Knochen (ausser dem Femur) nur um 1,11—1,29 mal mehr ausmacht.[2])

Zum Vergleich der Röhrenknochen miteinander und mit den anderen Skeletteilen führen wir in der untenstehenden Tabelle (3)

[1]) Die Verringerung des mittleren monatlichen Längenzuwachses nimmt ihren Anfang, wie es scheint, noch im letzten Monat des uterinen Lebens.

[2]) Im Mittel für Tiere beiderlei Geschlechts.

die mittlere monatliche Verlängerung in den ersten 40 Tagen des Luftlebens in Prozenten der mittleren monatlichen Verlängerung im Laufe der zweiten Hälfte des embryonalen Lebens auf. Die Knochen sind in der Reihenfolge der Zunahme des mittleren Monatszuwachses angeordnet.

Tabelle 3.

1. Metacarpus	58,1
2. Metatarsus	58,8
3. Humerus	77,4
4. Radius	81,5
5. Tibia	90,4
6. Femur	100,2
7. Basilare Schädellänge	133
8. Os innominatum	167
9. Hals-, Brust- und Lendenteil der Wirbelsäule	197.

Die Verringerung der absoluten Grösse des Zuwachses der Röhrenknochen schreitet ziemlich rasch vorwärts und im Alter zwischen 3 und $5^1/_2$ Monaten ist der mittlere Monatszuwachs bereits um 3,8—5,3 mal kleiner, als in den ersten $1^1/_3$ Monaten des postembryonalen Lebens. Am schnellsten verringert sich der Zuwachs des Metacarpus, Femur und Metatarsus, am wenigsten schnell derjenige des Radius und der Tibia.

Bezüglich des Wachstums der Röhrenknochen in querer Richtung ist folgendes zu vermerken: die (medial-lateralen) Querdurchmesser der Diaphysen vergrössern sich bedeutender als die (medial-lateralen) Querdurchmesser der Epiphysen. Das Epiphysenwachstum in der Querrichtung erreicht sein Ende in den ersten Monaten des Luftlebens, wobei die Epiphysen, die später mit den Diaphysen verwachsen, wie es scheint, etwas später ihre endgültigen Dimensionen erreichen, als die früher verwachsenden Epiphysen. Die Diaphysenquerdurchmesser wachsen länger und erreichen ihre endgültige Grösse erst dann, wenn die Epiphysen aufgehört haben, in die Breite zu wachsen.

Beim Embryo von $2^1/_2$ Monaten erreicht die Länge sogar der am meisten entwickelten unter den Röhrenknochen (Metacarpus, Metatarsus und Humerus) nicht einmal 20 % der endgültigen. In der zweiten Hälfte des embryonalen Lebens wachsen die Röhrenknochen so schnell, dass die Länge des Metacarpus

und Metatarsus beim 4monatigen Embryo fast 50% der mittleren Grösse erreicht, die diese Knochen bei erwachsenen Mutterschafen aufweisen.

Bei neugeborenen weiblichen Tieren nähert sich die Länge von Metacarpus und Metatarsus bereits $^2/_3$ ihres endgültigen Wertes, die der übrigen Röhrenknochen etwas mehr als $^1/_2$ desselben. Wenn die jungen Schafböcke, bei denen die Röhrenknochen etwas langsamer wachsen als bei jungen Muttertieren, sich dem Alter von 3 Monaten nähern, kommt die Länge der am längsten wachsenden Knochen $^4/_5$ (80%) ihres Grenzwertes nahe, während sie sich bei 4monatigen weiblichen Tieren $^9/_{10}$ (90%) nähert. Im Alter von 10 Monaten kommt bei gut entwickelten weiblichen Individuen die Länge von Metacarpus und Metatarsus der endgültigen sehr nahe. Das Längenwachstum der übrigen Röhrenknochen erreicht bei ihnen wahrscheinlich $4^1/_2$—5 Monate später (ungefähr im Alter von 15 Monaten) ihr Ende, bei den Schafböcken aber etwas später (doch nicht später als mit 20 Monaten). Das Längenwachstum aller Röhrenknochen erreicht folglich sein Ende, oder wird wenigstens sehr verlangsamt zu einer Zeit, wo die Hauptepiphysen noch frei (mit den Diaphysen durch Knorpel verbunden) sind und die Tiere gewöhnlich ein Paar bleibender Schneidezähne besitzen.

Die annähernde Aufeinanderfolge der Verschmelzung der Epiphysen der hauptsächlichsten Röhrenknochen und das Alter, in dem die Epiphysen mit den Diaphysen verwachsen, sind für sich normal entwickelnde Tiere in den untenstehenden Spalten einander gegenübergestellt:[1])

Die erwähnte Aufeinanderfolge in der Verschmelzung der Epiphysen wird übrigens nicht immer beobachtet, so z. B. verwächst aus der letzten Epiphysengruppe (5) die obere Epiphyse der Tibia bisweilen später als die übrigen, bisweilen jedoch verschmilzt sie früher als die obere Epiphyse des Humerus und als die untere des Radius.

[1]) Wir glauben vermerken zu sollen, dass die Ergebnisse unserer Bestimmungen bei weitem nicht mit den von A. Chauveaux und S. Arloing in der 5. Auflage (1903) ihres bekannten „Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques“ (vergl. S. 31) gegebenen Hinweisen übereinstimmen. Wir zweifeln nicht daran, dass diese Verschiedenheiten hauptsächlich dem Einfluss der Bedingungen zuzuschreiben sind, unter denen die untersuchten Tiere sich entwickelten.

Tabelle 4.

Benennung der Epiphysen.	Zeitpunkt der Verwachsung.[1])
1. Untere Epiphyse des Humerus[3]) und obere des Radius	Im Alter von 3 Monaten[2]).
2. Untere Epiphyse der Tibia und Trochanter minor	Im Alter von ungefähr 10 Monaten.[2])
3. Die Epiphysen des Metacarpus und Metatarsus	Ungefähr im Alter v. 15½—16 Mon.
4. Die Epiphysen des Caput und des Trochanter major femoris	Gegen Ende des 16. Monats.
5. Die unteren Epiphysen des Radius, Femur,[3]) die oberen der Tibia[3]) und des Humerus[3])	Im Alter von 16—21 Monaten.

II. Die Gewichtszunahme der einzelnen Knochen und ihrer Komplexe.

Die Knochen wurden stets in frischem Zustande und sorgfältig von den sie bedeckenden Weichteilen (ausser den Gelenkknorpeln) gereinigt, gewogen.[4])

Schädel. In der postembryonalen Entwicklungsperiode nimmt der Schädel der gehörnten Schafböcke viel mehr an Gewicht zu als der der Mutterschafe; der Koeffizient der Gewichtszunahme beträgt bei den ersteren 13,6, bei den letzteren 6,6. Bei den ungehörnten Schafböcken ist der Koeffizient der Gewichtszunahme des Schädels gleich gegen 8 und folglich im ganzen um 1,2 mal grösser als der für die weiblichen, in der Regel ungehörnten Individuen gefundene.

[1]) Die Epiphysen lösten sich jedesmal durch Kochen in Wasser ab. Der Versuch hat nachgewiesen, dass die Epiphysen frischer Knochen schon nach 3—4 stündigem Kochen, andere nach 5—6 stündigem sich ablösten. Die Epiphysen aber, welche sich nach 8½ stündigem Kochen ablösten, trugen deutlich Spuren der beginnenden Verschmelzung. Auf Grund dieser Experimente wurden bloss diejenigen Epiphysen für verschmolzen gehalten, welche nach 8½ stündigem ununterbrochenem Kochen sich nicht ablösten.

[2]) Folglich vor dem Auftreten der ersten bleibenden Schneidezähne.

[3]) Besteht eigentlich aus zwei oder mehreren Epiphysen, die früh miteinander verwachsen (Epiphysengruppe des unteren Humerusteils) und gleichzeitig mit der Diaphyse verschmelzen, oder wenn sie auch eine ziemlich lange Zeit getrennt bleiben (die obere Epiphyse der Tibia und die Epiphyse der Tuberositas ossis tibiae, die Epiphysen des äusseren Fortsatzes [Tuberculum majus] des Oberarmbeins und seines Gelenkkopfes), so doch ebenso wie die erstgenannten gleichzeitig oder fast gleichzeitig mit der Diaphyse verwachsen.

[4]) Über die Zubereitung der Knochen zum Wiegen vergl. S. 7 und 8 der Originalarbeit.

Die mittlere monatliche Gewichtszunahme des Schädels bei ♀♀ ist am beträchtlichsten in den ersten $1^1/_3$ Monaten des Luftlebens, während sie bei den gehörnten ♂♂ im Zeitraum zwischen dem 3. und $5^1/_2$. Monat am stärksten ist. Der Grund dieser Unterschiede muss hauptsächlich in der verstärkten Entwicklung der Hornzapfen in dieser Lebensperiode liegen. Die Abnahme des monatlichen Gewichtszuwachses nach $5^1/_2$ Monaten geht bedeutend langsamer vor sich als die Abnahme des Längenwachstums des Schädels. So besteht zwischen der mittleren monatlichen Verlängerung des Schädels in den ersten 3 Monaten des Luftlebens und im Zeitraum vom $5^1/_2$. bis $21^1/_2$. Monat das Verhältnis 9,9 : 1,0, während die mittlere monatliche Gewichtszunahme im ersteren Falle nur um 3,6 mal grösser ist als im letzteren.

Das Schädelgewicht des neugeborenen Lammes macht 7,3 % des Schädelgewichts eines erwachsenen gehörnten Schafbockes und 15,2 % des mittleren Schädelgewichts von erwachsenen Mutterschafen aus. Im Alter von 40 Tagen wiegt der Schädel von jungen ♀♀ gegen 30 % des endgültigen Gewichts und erreicht im Alter von 4 Monaten 50 % des wahrscheinlichen Endgewichts. Bei den gehörnten ♂♂ ist der Schädel in dieser Lebenszeit weiter von seinem Grenzgewicht entfernt. Im Alter von 13 Monaten nähert sich das Schädelgewicht bei ♂♂ $^2/_3$ des endgültigen, während die basilare Schädellänge in dieser Zeit bereits 90 % der endgültigen erreicht. Der Gewichtszuwachs des Schädels erreicht bei intensiver Ernährung der Tiere wahrscheinlich im Zeitraum zwischen dem Alter von 2 und 3 Jahren des postembryonalen Lebens sein Ende.

Wirbelsäule. Während des Luftlebens vergrössert sich bei gehörnten ♂♂ das Gewicht der Wirbelsäule (der ganzen mit Kreuzbein- und Schwanzwirbeln) um 21,3 mal, bei ♀♀ aber nur um 10,8 mal. Unzweifelhaft sind bei Hornlosigkeit der ♂♂ die Grössenunterschiede der Koeffizienten weniger bedeutend.

Die mittlere monatliche Gewichtszunahme der Wirbelsäule bei ♀♀ ist augenscheinlich am bedeutendsten in den ersten $1^1/_3$ Monaten des Luftlebens und erreicht bei gehörnten jungen Widdern ihr Maximum etwas später, aber doch noch früher als der mittlere monatliche Gewichtszuwachs des Schädels.

Die Verringerung des Gewichtszuwachses geht bei weitem nicht so schnell vor sich, als die Abnahme des Längenzuwachses;

so übersteigt der mittlere monatliche Längenzuwachs in den ersten 3 Monaten des Luftlebens den Zuwachs für den Zeitraum vom 3. bis $5^1/_2$. und vom $5^1/_2$. bis $21^1/_2$. Monat um 2,8 und 26,7 mal, während der mittlere monatliche Gewichtszuwachs in den ersten 3 Monaten des Luftlebens die mittlere monatliche Gewichtszunahme für die gleichen Zeiträume nur um 1,3 und 2,9 mal übertrifft.

Das Verhältnis zwischen dem Längenzuwachs der Wirbelsäule und ihrer Gewichtszunahme. Im Mittel vergrössert sich das Gewicht der Wirbelsäule bei ♀♀ für die ganze postembryonale Entwicklungsperiode auf 1 mm. Längenzunahme (der ersten drei Abschnitte, des Hals-, Brust- und Lendenteils) um 1,185 und bei ♂♂ um 2,25 gr. Anfangs wächst die Wirbelsäule stärker in der Längsrichtung und auf die Einheit der Verlängerung kommt ein geringerer Gewichtszuwachs als in der folgenden Entwicklungszeit. So z. B. kommt (ungefähr) vom 4monatigen Alter an auf die Einheit der Verlängerung bei ♀♀ eine fast um $3^1/_2$ mal und bei ♂♂ um fast 5 mal grössere Gewichtszunahme, als bis zum 4monatigen Alter.

Die Lämmer kommen mit sehr schwach entwickelter Wirbelsäule auf die Welt; das Gewicht derselben erreicht bei (gehörnten) ♂♂ nicht einmal 5 % und bei ♀♀ 10 % des Endgewichts, während das relative Gewicht des Schädels merklich höher ist. Doch bereits im Alter von $1^1/_3$ Monaten verwischen sich diese Unterschiede (wenigstens bei ♀♀).

Bei jungen ♀♀ nähert sich das Gewicht der Wirbelsäule bedeutend rascher seinem Grenzwerte als bei jungen ♂♂, so z. B. wiegt die Wirbelsäule bei 4monatigen ♀♀ etwas mehr als $^1/_2$ und bei ♂♂ gleichen Alters etwas mehr als $^1/_3$ des endgültigen Gewichts. Für den Zuwachs des Schädels machen sich bei Tieren verschiedenen Geschlechts die bezeichneten Unterschiede gleichfalls bemerkbar, sind aber offenbar weniger scharf ausgeprägt. Es ist noch zu vermerken, dass sich für das Längenwachstum der Wirbelsäule die analogen Unterschiede zwischen Tieren verschiedenen Geschlechts äusserst schwach bemerkbar machen.

Rippen. In der postembryonalen Entwicklungsperiode nehmen die Rippen bei den ♂♂ um 30,1 mal und bei den ♀♀ um 18,2 mal an Gewicht zu. Von allen Skelettknochen haben die Rippen den grössten Koeffizienten der Gewichtszunahme.

Die grösste mittlere monatliche Gewichtszunahme der Rippen fällt auf die ersten Monate des Luftlebens, worauf der Gewichtszuwachs merklich abnimmt. Der mittlere monatliche Zuwachs für die ersten 3 Monate der postembryonalen Periode übersteigt bei ♂♂ um 1,75 und 3,5 mal den mittleren Monatszuwachs für die Zeit vom 3- bis $5^1/_2$- und vom $5^1/_2$- bis $21^1/_2$-monatigen Alter.

Bei neugeborenen Lämmern erscheinen die Rippen als am schwächsten entwickelter Skeletteil; ihr Gewicht beträgt bei ♂♂ gegen 3,3 % und bei ♀♀ gegen 5,5 % des endgültigen.

Bei Tieren verschiedenen Geschlechts nähern sich die Rippen dem Endgewicht mit verschiedener Schnelligkeit: bei ♀♀ bedeutend schneller, doch bei ihnen erreichen die Rippen die Hälfte ihres wahrscheinlichen endgültigen Gewichts nicht früher als im Alter von 4 Monaten; im Alter von 2 Jahren sind die Rippen bei den ♀♀ nicht weit vom Grenzgewicht entfernt, während bei den ♂♂ ihr Gewicht um diese Zeit 80—90 % desselben gleichkommt.

Die Rippen zeigen eine länger andauernde Gewichtszunahme als die Röhrenknochen, der Schädel und das Brustbein. Die Gewichtszunahme der Rippen bei ♂♂ erreicht ihr Ende wahrscheinlich annähernd im Alter von 3 Jahren, ungefähr gleichzeitig mit dem Aufhören des Gewichtszuwachses des Schulterblatts und der Wirbelsäule.

Brustbein. Das Gewicht des Brustbeins nimmt während des Luftlebens bei ♂♂ um 22,6 mal und bei ♀♀ um 13,5 mal zu. Nach der Grösse des Koeffizienten kommt ihm die zweite Stelle nach den Rippen zu.

Der mittlere monatliche Gewichtszuwachs in den ersten drei Monaten des Luftlebens übertrifft (bei ♂♂) um 1,8 und 4,8 mal den mittleren monatlichen Gewichtszuwachs für die Zeit vom 3. bis $5^1/_2$. und vom $5^1/_2$. bis $21^1/_2$. Monat.

Bei neugeborenen Lämmern beträgt das Gewicht des Brustbeins 4,4 % seines Gewichts bei erwachsenen ♂♂ und 7,4 % des Gewichts bei ♀♀. Im Alter von 4 Monaten erreicht das Brustbein bei jungen ♀♀ die Hälfte seines wahrscheinlichen endgültigen Gewichts und bei jungen ♂♂ 4—6 Monate später. Folglich erfolgt bei jungen ♂♂ die Entwicklung des Brustbeins langsamer. Bei 2jährigen ♂♂ übersteigt das Gewicht des Brustbeins wahrscheinlich nicht 80 % des endgültigen.

Becken. Im Laufe der postembryonalen Entwicklungsperiode vergrössert sich das Gewicht des Beckens bei ♂♂ um 16,3 mal und bei ♀♀ um 10,6 mal.

Der grösste mittlere monatliche Gewichtszuwachs des Beckens fällt auf die ersten Monate des Luftlebens. Bei jungen ♀♀ übertrifft die mittlere monatliche Gewichtszunahme für die ersten $1^1/_3$ Monate des Luftlebens um 1,31 [1]) mal den mittleren Monatszuwachs für die Zeit vom $1^1/_3$. bis $4^1/_3$. Monat. Bei jungen ♂♂ übertraf der mittlere Monatszuwachs in den ersten 3 Monaten der postembryonalen Periode denjenigen für die Zeit vom 3. bis $5^1/_2$. Monat und vom $5^1/_2$. bis $21^1/_2$. Monat um 1,8 und 6,0 mal. Folglich verlangsamt sich die Gewichtszunahme des Beckens für die Zeit vom $5^1/_2$. bis $21^1/_2$. Monat bedeutend stärker als der Gewichtszuwachs der Wirbelsäule und sogar des Brustbeins. Rufen wir uns die Tatsache ins Gedächtnis zurück, dass auch, was die Verringerung des Längenzuwachses in der gleichen Periode anlangt, das os innominatum die Wirbelsäule beträchtlich übertrifft.

Bei neugeborenen Lämmern kommt das Gewicht des Beckens 6,1 % seines mittleren Gewichts bei ♂♂ und 9,5 % desselben bei ♀♀ gleich.

Im Alter von 4 Monaten übersteigt bei jungen ♀♀ das Gewicht des Beckens um weniges 60 % des endgültigen; folglich ist in diesem Alter das Becken seinem endgültigen Gewicht näher als der Schädel, die Wirbelsäule, die Rippen und das Brustbein (vgl. oben).

Obgleich die mittlere monatliche Gewichtszunahme des Beckens bei jungen ♂♂ grösser ist als bei jungen ♀♀, so nähert sich doch bei letzteren das Becken schneller seinem Endgewicht. Im Alter zwischen $15^1/_2$ und $21^1/_3$ Monaten beträgt das Gewicht des os innominatum bei ♀♀ 90 % und mehr des wahrscheinlichen endgültigen, während es bei ♂♂ eine solche Höhe nicht früher als im Alter von 24—25 Monaten erreicht.

[1]) In der Originalarbeit ist versehentlich eine andere Zahl: 1,85 verzeichnet; sie wurde durch Division des mittleren monatlichen Gewichtszuwachses in den ersten 40 Tagen des Luftlebens durch die mittlere monatliche Gewichtszunahme für den dem Alter von $1^1/_3$ bis $4^1/_3$ Monaten entsprechenden Zeitraum erhalten. (Vgl. Tab. 28 auf S. 82 d. Orig.) Doch in diese Tabelle haben sich zwei Fehler eingeschlichen: statt 24,86 muss es heissen: 24,30 (1. Spalte) und in Spalte 5 nicht 13,4, sondern 18,48; 24,30 : 18,48 = 1,31.

Es muss noch bemerkt werden, dass die linearen Dimensionen des Beckens ihre wahrscheinliche endgültige Grösse augenscheinlich schneller erreichen, als das mit dem Gewicht desselben der Fall ist, oder, mit anderen Worten, dass die Gewichtszunahme des Beckens noch einige Zeit fortdauert, nachdem seine Länge und grösste Breite ihre endgültigen Dimensionen erreicht haben. Der Gewichtszuwachs kann in diesem Fall, sowohl von der Vergrösserung des spezifischen Gewichts des Beckens, als auch von dem Dickerwerden desselben, oder aber von der Vergrösserung seiner Dimensionen in anderen Richtungen als den von uns gemessenen abhängen.

Schulterblatt. Der Koeffizient der Gewichtszunahme des Schulterblatts für die zweite Hälfte der embryonalen Periode beträgt 22,9, und im Verlaufe des Luftlebens vergrössert sich sein Gewicht bei ♀♀ um 13,1 mal und bei ♂♂ um 19,4 mal.

Die bedeutendste mittlere monatliche Gewichtszunahme des Schulterblatts wird in den ersten $1^1/_3$ Monaten des Luftlebens vermerkt; sie übersteigt um 4,8 mal den mittleren Monatszuwachs für die zweite Hälfte des embryonalen Lebens und ist um 1,3 mal grösser (bei ♀♀) als für die Zeit des Alters von $1^1/_3$ bis $4^1/_3$ Monaten.

Bei ♂♂ ist die mittlere monatliche Gewichtszunahme des Schulterblatts für die ersten 3 Monate des Luftlebens um 1,8 mal grösser als für die Zeit des Alters von 3 bis $5^1/_2$ Monaten und übertrifft den mittleren Monatszuwachs für die Periode vom $5^1/_2$. bis $21^1/_2$. Monat um 3,5 mal.

Bei neugeborenen Lämmern beträgt das Gewicht des Schulterblatts 7,6 % seines mittleren Gewichts bei erwachsenen ♀♀ und 5,15 % des mittleren Gewichts desselben bei ♂♂. Nach der Entwicklungsstufe (Reifestufe) unterscheidet sich das Schulterblatt bei neugeborenen Lämmern scharf von den anderen Extremitätenknochen und nähert sich den Rumpfknochen.

Nach der Entwicklungsschnelligkeit schliesst sich die Scapula auch den Rumpfknochen an. In der Tat erreicht sie die Hälfte ihres endgültigen Gewichts (bei ♀♀) ungefähr im Alter von 4 Monaten (bei ♂♂ später). Bei 20—21 monatigen ♀♀ erreicht das Gewicht des Schulterblatts in runden Zahlen 87—95 % des endgültigen, während bei im Alter von $21^1/_2$—25 Monaten untersuchten ♂♂ das Gewicht des Schulterblatts weiter vom endgültigen entfernt war.

Länge und Breite des Schulterblatts erreichen offenbar schneller ihre endgültigen Dimensionen als sein Gewicht.

Röhrenknochen. Die bedeutendsten Grössenwerte der Koeffizienten der Gewichtsvergrösserung fallen auf die zweite Hälfte des embryonalen Lebens. Im Verlaufe von $2^1/_2$ Monaten nimmt das Gewicht der hauptsächlichsten Röhrenknochen um 29,1—41,4 mal zu, während ihr Gewicht für die ganze postembryonale Entwicklungsperiode, die bedeutend länger dauert, bei ♀♀ nur um 3,62—7,02 und bei ♂♂ um 5,08—10,33 mal wächst. (Vollkommene Analogie mit den Veränderungen der Koeffizienten der Längenzunahme.)

Die Vergleichung der Koeffizienten der Gewichtszunahme der Röhrenknochen und des Schulterblatts zeigt, dass, obwohl das Schulterblatt im Laufe der zweiten Hälfte des embryonalen Lebens sich um ein grösseres Vielfaches vergrössert als in der postembryonalen Periode, die Grössenunterschiede der Koeffizienten in beiden Perioden besonders bei Individuen männlichen Geschlechts weniger gross sind (vergl. oben). Im Gegenteil übertreffen die Koeffizienten der Gewichtszunahme der Röhrenknochen im Laufe der letzten Hälfte des embryonalen Lebens um mehreremal die Koeffizienten der Gewichtsvergrösserung im Laufe der postembryonalen Periode.

Im Laufe des embryonalen Lebens weisen Metacarpus (39,0) und Metatarsus (41,4) die grössten Koeffizienten der Gewichtszunahme auf; die geringsten finden sich beim Humerus und Radius mit der Ulna (29,1), während in der postembryonalen Periode der Humerus den grössten Koeffizienten des Gewichtszuwachses gibt (7,02 und 10,33), das Femur den zweiten Platz einnimmt (6,63 und 9,11) und beim Metacarpus (3,62 und 5,08) und Metatarsus (3,80 und 5,30) sich die kleinsten Koeffizienten des Gewichtszuwachses finden [1]).

Nach der Grösse der Koeffizienten bilden die Röhrenknochen folgende Reihe in aufsteigender Ordnung:

bei ♀♀: Metacarpus, Metatarsus, Radius mit Ulna, Tibia, Femur und Humerus;

bei ♂♂: Metacarpus, Metatarsus, Tibia, Radius mit Ulna, Femur und Humerus.

[1]) Grössere Koeffizienten bei ♂♂, geringere bei ♀♀.

Bei beiden Geschlechtern ist die Reihenfolge der Knochen gleich, nur Tibia und Radius mit Ulna wechseln die Plätze: bei ♀♀ weist die Tibia einen grösseren Koeffizienten auf, bei ♂♂ umgekehrt.

Die Verhältnisse zwischen den Werten der Koeffizienten der Verlängerung sind etwas andere.

Die Vergrösserung des mittleren monatlichen Gewichtszuwachses, die deutlich im letzten Monat der embryonalen Periode bemerkbar ist, dauert auch in den ersten Monaten des Luftlebens fort, wobei der mittlere Monatszuwachs des Metacarpus und Metatarsus in den ersten $1^1/_3$ Monaten der postembryonalen Periode denjenigen, der dem Verlaufe der zweiten Hälfte der embryonalen Periode entspricht, um 1,70—1,69 mal übertrifft, während er bei den übrigen Röhrenknochen um 2,25—3,30 mal grösser ist.

Um eine vollständigere und anschaulichere Vorstellung davon zu erhalten, um wieviel die mittlere monatliche Gewichtsvergrösserung in den ersten $1^1/_3$ Monaten des Luftlebens im Vergleich zu der zweiten Hälfte der embryonalen Periode zunimmt, drücken wir die mittlere monatliche Gewichtszunahme in den ersten 40 Tagen des Luftlebens in Prozenten des mittleren monatlichen Gewichtszuwachses im Verlaufe der zweiten Hälfte der embryonalen Periode aus. Wir erhalten folgendes:

Tabelle 5.

1. Metatarsus	169,4
2. Metacarpus	179,0
3. Radius mit Ulna	225,0
4. Tibia	270,0
5. Femur	296,8
6. Humerus	329,8
7. Scapula	431,1.

Auf das oben über den Längenzuwachs der Röhrenknochen Gesagte zurückkommend, vermerken wir, dass der Prozess der Abnahme des mittleren Monatszuwachses in der Längsrichtung noch im letzten Monat des embryonalen Lebens beginnt und sodann ununterbrochen auch nach der Geburt des Lammes fortdauert. Mit dem Längenzuwachs erfolgen folglich Veränderungen, die denjenigen, die von uns für die Gewichtszunahme festgestellt

wurden, entgegengesetzt sind. Im letzten Monat des embryonalen und in den ersten Monaten des Luftlebens verringert sich der mittlere monatliche Längenzuwachs, während der mittlere monatliche Gewichtszuwachs zunimmt.

Nachdem der mittlere monatliche Gewichtszuwachs der Röhrenknochen im Verlaufe der ersten $1^1/_3$—3 Monate des Luftlebens sein Maximum erreicht hat, beginnt er zu fallen und das ziemlich schnell. Was den Grad der Abnahme anbelangt, so steht an erster Stelle in der Regel der Metacarpus. Der mittlere monatliche Gewichtszuwachs der Knochen mit längerer Entwicklungsperiode (Humerus, Radius mit Ulna, Femur, Tibia) nimmt viel allmählicher ab.

Zwischen Längenzuwachs und Gewichtszunahme bestehen bei den Röhrenknochen folgende Verhältnisse: im letzten Monat der embryonalen Periode kommt auf die Einheit des Längenzuwachses (1 mm) ein um zweimal grösserer Gewichtszuwachs (in Gramm), als für die Zeit vom $2^1/_2$. bis 4. Monat der embryonalen Periode. In den ersten Monaten des Luftlebens kommt auf die Einheit des Längenzuwachses ein um 2,5—3 mal grösserer Gewichtszuwachs als im letzten Monat der embryonalen Periode. Nach Ablauf der ersten $1^1/_3$ Monate des Luftlebens und bis zum Entwicklungsabschluss der Röhrenknochen ändert sich das Verhältnis zwischen Längenzuwachs und Gewichtszunahme bei den ♀♀ wenig, indem es annähernd demjenigen gleich bleibt, das sich im Laufe des ersten Monats des Luftlebens einstellt; nur beim Humerus und Femur macht sich eine gewisse Vergrösserung des Gewichtszuwachses bemerkbar. Bei ♂♂ nimmt der Gewichtszuwachs, der auf 1 mm Verlängerung kommt, mit dem Alter des Tieres ziemlich regelmässig zu. Das wird übrigens nur bei den dickeren Knochen beobachtet, bei denen auf die Volumeinheit weniger Längeneinheiten kommen; beim Metacarpus und Metatarsus aber stellen sich im Alter von 3—5 Monaten beständige Verhältnisse zwischen Längen- und Gewichtszunahme ein.

Bei neugeborenen ♀♀ übersteigt das Gewicht sogar des am wenigsten entwickelten unter den Röhrenknochen (des Humerus) um weniges 14 % des endgültigen, während dasselbe bei neugeborenen ♂♂ gegen 10 % davon ausmacht. Das Gewicht des Metacarpus und Metatarsus nähert sich beim neugeborenen Lamm

am meisten dem endgültigen (macht 27,6 und 26,3 % bei ♀♀ und 19,7 und 18,85 % bei ♂♂ aus); das Gewicht der anderen Röhrenknochen schwankt in den Grenzen von 14,1—17,7 % des endgültigen bei ♀♀ und von 9,7—11,9 % desselben bei ♂♂.

Bei ♀♀ erreichen schon im Alter von $1^1/_3$ Monaten Metacarpus und Metatarsus $^1/_2$ ihres endgültigen Gewichts und im Alter von 4 Monaten kommt ihr Gewicht fast 75 % des endgültigen gleich. Das Gewicht der übrigen Röhrenknochen nähert sich bei ♀♀ im Alter von 4 Monaten $^2/_3$ des Endgewichts. Bei den ♂♂ geht dieser Prozess langsamer vonstatten.

Am schnellsten nähern sich Metacarpus und Metatarsus ihrem Endgewicht. Was die übrigen Röhrenknochen anlangt, so hält es dank den individuellen Verschiedenheiten der Tiere ziemlich schwer, für dieselben eine bestimmte Reihenfolge aufzustellen. Die wahrscheinliche Aufeinanderfolge ist: Tibia, Femur, Radius mit Ulna und schliesslich Humerus. Wenn wir uns das über die Grösse der Koeffizienten der Gewichtszunahme der verschiedenen Röhrenknochen Gesagte ins Gedächtnis zurückrufen, so können wir nicht umhin, zu bemerken, dass die Annäherung des Gewichtes des einen oder anderen Röhrenknochens an das Endgewicht in einem gegebenen Entwicklungsmoment sich wenigstens in gewissem Zusammenhang mit dem Koeffizienten der Gewichtszunahme befindet; mit der Verringerung des letzteren nimmt die Schnelligkeit der Annäherung an das Endgewicht zu und umgekehrt.

Derselbe Zusammenhang zwischen den Grössenwerten der Koeffizienten der Gewichtszunahme und der Reifestufe in einem gegebenen Moment der Entwicklung macht sich auch bei anderen Skeletteilen bemerkbar, und da es äusserst wahrscheinlich ist, dass die schneller reifenden Skeletteile auch rascher ihre volle Entwicklung abschliessen, so muss sich auch die Zeit, im Verlaufe welcher die Entwicklung eines gegebenen Skeletteils ihren Abschluss erreicht, in einem gewissen Zusammenhang mit dem Koeffizienten der Zunahme seines Gewichtes in der postembryonalen Periode befinden.

Unsere Untersuchungen führen uns zu der Schlussfolgerung, dass die Gewichtszunahme des Metacarpus und Metatarsus am frühesten ihr Ende erreicht (vor dem 2. Jahre); im Alter von 2 Jahren hört bei ♂♂ (bei ♀♀ etwas früher) die Gewichtszunahme

der übrigen Röhrenknochen auf. Der Schädel und die Rumpfknochen, denen sich nach der Entwicklungsdauer auch die Schulterblätter anschliessen, erreichen im Alter von 2 Jahren noch nicht ihr Endgewicht, sind aber nicht sehr weit davon entfernt, und im Alter von annähernd 3 Jahren und vielleicht noch etwas früher erreicht die Entwicklung des Skeletts bei guter Ernährung des Tieres wahrscheinlich ihren Abschluss. Aller Wahrscheinlichkeit nach erfordern die verschiedenen Knochen des Rumpfes und der Schädel eine verschiedene Zeit zu ihrer vollen Entwicklung, wobei die Dauer der Entwicklungsperiode, wie bereits oben bemerkt, sich zum mindesten in gewissem Zusammenhang mit den Koeffizienten der Gewichtszunahme befindet. Genau die Dauer der Entwicklungsperiode für jeden Skeletteil besonders zu bestimmen, ist uns jedoch nicht gelungen. Das ist wohl auch kaum möglich, da eine derartige Bestimmung durch das Vorhandensein von individuellen Verschiedenheiten bei den Tieren äusserst erschwert wird, weshalb sogar bei nahe verwandten unter gleichen Ernährungsbedingungen und mit gleicher Schnelligkeit aufgewachsenen Tieren das Gewicht der gleichnamigen Skeletteile nicht immer gleich ist.

Aus dem Grunde, weil von allen von uns untersuchten Skeletteilen der Metacarpus in der postembryonalen Entwicklungsperiode am allerwenigsten in die Länge wächst und an Gewicht zunimmt, ist das Verhältnis zwischen der Länge und dem Gewicht der verschiedenen Skeletteile und der Länge und dem Gewicht des Metacarpus bei jungen, noch im Wachstum begriffenen und erwachsenen Tieren nicht gleich; bei den letzteren sind diese Verhältnisse grösser.

Die Unterschiede zwischen neugeborenen und erwachsenen Tieren sind noch schärfer ausgeprägt.

Da die Extremitätenknochen (die Schulterblätter ausgenommen) bei den neugeborenen Tieren ihrem Endgewicht bedeutend näher sind als die Rumpfknochen, so bestehen zwischen neugeborenen Lämmern und erwachsenen Tieren beträchtliche Unterschiede im Gewicht der Extremitätenknochen, wenn wir letzteres in Prozenten des Gewichts der Rumpfknochen ausdrücken.

Die mit dem Geschlecht zusammenhängenden Unterschiede und der Zeitpunkt ihres Auftretens.

Schädel.[1]) Ohne bei der stärkeren Entwicklung der Hörner bei den ♂♂ derjenigen Rassen stehen zu bleiben, bei denen die ♂♂ gehörnt sind, wollen wir bloss auf ein diagnostisches Kennzeichen — die grössere relative Breite in den Jochbeinbögen des Widderschädels — hinweisen. Die Unterschiede sind übrigens nicht gross und können in der Regel nur bei nahe verwandten Tieren, die sich unter gleichen Bedingungen entwickelten, bemerkt werden; sie treten sehr früh auf und lassen sich schon bei neugeborenen Lämmern bemerken.

Wirbelsäule. Bei den ♂♂ ist der Halsteil der Wirbelsäule relativ kürzer als bei ♀♀.

Das Gewicht der Halswirbel ist bei gehörnten ♂♂, ausgedrückt in Prozenten des Gewichts der ganzen Wirbelsäule, gewöhnlich bedeutend grösser als bei ♀♀, was hauptsächlich der starken Entwicklung der Halsmuskulatur und der damit verbundenen Entwicklung der Processus musculares zuzuschreiben ist. Die erwähnten Unterschiede treten bereits zu Ende des 1. Jahres ziemlich scharf in die Erscheinung. Das Gehörntsein der ♂♂ ist übrigens nicht immer von einer stark ausgeprägten relativen Gewichtszunahme der Halswirbel begleitet; das ist offenbar bei Tieren mit schwach entwickelter Halsmuskulatur der Fall, was auch durch die (negativen) Resultate der Versuche des Autors mit der künstlichen Belastung des Kopfes bei ♀♀ in der Periode ihrer Entwicklung bestätigt wird.

Becken. Die Breite des Beckenausganges[2]) ist stets und

[1]) Hier, wie in einigen anderen Fällen, weisen wir nicht auf die längst vermerkte grössere Dicke und Derbheit der Knochen bei ♂♂ hin, auf die stärkere Entwicklung der Muskelfortsätze bei ihnen, da diese Eigentümlichkeiten des männlichen Skeletts mehr oder weniger deutlich beim Vergleichen jedes beliebigen Skeletteils von Tieren verschiedenen Geschlechts hervortreten und dieselben folglich nichts für den gegebenen Skeletteil Spezifisches darstellen. Dazu kommt noch, dass in der Beurteilung dieser Unterschiede viel Subjektives mitspielt, da dieselben grösstenteils nach Augenmaß bestimmt werden.

[2]) Oder der kleinste Querdurchmesser des Beckens über der Mitte der Foramina obturata.

die grössten Querdurchmesser durch die Darmbeine oft bei ♂♂ relativ kleiner als bei ♀♀.[1])

Schulterblatt. Die mit dem Geschlecht verbundenen Verschiedenheiten in der Form des Schulterblatts (in der Grösse des Verhältnisses der Länge zur Breite) sind, wenn sie auch vorhanden, so doch nicht scharf ausgeprägt. Bei ♂♂ ist das Schulterblatt augenscheinlich verhältnismässig breiter als bei ♀♀.

Röhrenknochen. Die Röhrenknochen sind bei ♂♂ verhältnismässig dicker als bei ♀♀.[2]) Obwohl die Länge der einzelnen Röhrenknochen bei ♀♀ kleiner ist als bei ♂♂, so sind doch nicht alle Knochen in gleichem Maße verkürzt. Am wenigsten verkürzt ist der Radius.[3])

Das Verhältnis zwischen dem Gewicht der Rumpfknochen und dem der Extremitäten zeigt bei Tieren verschiedenen Geschlechts charakteristische Unterschiede: die Rumpfknochen, denen sich in dieser Hinsicht auch das Schulterblatt anschliesst, bleiben bei ♀♀ im Vergleich zu ♂♂ in stärkerem Grade in ihrer Entwicklung zurück als die Knochen der Extremitäten, weshalb sich das Verhältnis zwischen den Gewichten beider Knochengruppen ändert. Bei in geschlechtlicher Hinsicht normalen und gut entwickelten ♂♂ wiegen die Knochen der Extremitäten immer bedeutend weniger als die Rumpfknochen, während bei ♀♀ das Gewicht der Extremitätenknochen entweder dem Gewicht der Rumpfknochen gleichkommt, oder dasselbe übertrifft, oder endlich kleiner als dasselbe zu sein pflegt. Obwohl dieses letztere des öfteren vorkommt, so fällt doch das Verhältnis zwischen dem Gewicht der Gliederknochen und dem der Rumpfknochen niemals so tief wie bei ♂♂, insbesondere bei gehörnten. Bemerkenswert ist, dass

[1]) Die gleichen Unterschiede in der Form des os innominatum hat vor vielen Jahren H. Nathusius festgestellt.

[2]) Auf die grössere Dicke der Röhrenknochen bei ♂♂ ist auch schon früher hingewiesen worden; doch in diesen Hinweisen lag viel Subjektives, da die Vergleichung nach dem Augenmaße ausgeführt wurde. Der Verfasser hat zur Vergleichung der „Dicke“ der Knochen das Verhältnis zwischen ihrer Länge und ihrem Volumen (die Anzahl der auf die Volumeinheit [1 ccm] kommenden Längeneinheiten [mm]) bestimmt. (S. oben, Tab. 1.)

[3]) In der Absicht, die Verschiedenheiten in der Stufe der Verkürzung verschiedener Röhrenknochen festzustellen, wurde die Länge der Knochen bei ♀♀ in Prozenten der Länge der gleichnamigen Knochen bei ♂♂ ausgedrückt.

analoge Gewichtsunterschiede der Rumpf- und Gliederknochen sich bereits bei neugeborenen Lämmern verschiedenen Geschlechts bemerkbar machen.

Im Verminderungsgrade des Gewichts verschiedener Knochen und ihrer Komplexe bei ♀♀ lässt sich eine gewisse Gesetzmässigkeit beobachten.

Augenscheinlich erscheint als Hauptursache der vermerkten Unterschiede die schwächere Entwicklung der Muskulatur bei den ♀♀ und der Einfluss, den dieser Faktor auf das Gewicht der Knochen ausübt.

Die Folgen unzulänglicher Ernährung im jugendlichen Alter.

Die möglichen Folgen unzulänglicher Ernährung im jugendlichen Alter treten in die Erscheinung:

1. als einfache Entwicklungsverlangsamung der Knochen ohne Veränderung ihres Gewichts, ihrer Dimensionen und ihrer Form;

2. als Entwicklungsverlangsamung mit gleichzeitiger proportionaler Verminderung des Gewichts und der Dimensionen verschiedener Skeletteile, z. B. um $^1/_4$, $^1/_3$ mal oder um ein anderes Vielfaches. In diesem Falle wird das verkümmerte Skelett offenbar im Kleinen eine genaue Kopie eines normal entwickelten Skeletts darstellen; und schliesslich

3. kann ungenügende Ernährung im jugendlichen Alter ausser der Verlangsamung der Entwicklung eine nicht proportionale Abnahme des Gewichts und der Dimensionen der verschiedenen Knochen und deren Komplexe hervorrufen, wobei die einen weiter in der Entwicklung zurückbleiben als die anderen, das Gewicht der einen sich um ein geringeres Vielfaches vermindert als das der anderen. In diesem Falle äussern sich die Folgen der ungenügenden Ernährung nicht nur in der Abnahme des Gewichts und der Dimensionen des Skeletts, sondern auch in der Veränderung der Verhältnisse der Dimensionen und Gewichte seiner Teile und in der Formveränderung der letzteren.

Es ist natürlich, vorauszusetzen, dass unzulängliche Ernährung die tiefgehendste Einwirkung auf das Wachstum und die Eigentümlichkeiten des Skeletts in dem Falle ausüben wird, wenn dieselbe während des ganzen Lebens des Tieres oder, um uns

genauer auszudrücken, im Verlaufe seiner ganzen Entwicklungsperiode andauert und das Tier sich während dieser Zeit sehr notdürftig nährt. Ferner hat die Voraussetzung nichts Unwahrscheinliches an sich, dass in den Fällen, wo die Verschlechterung der Ernährung junger Tiere unbedeutend ist, eine kurze Zeit andauert oder nicht mit dem Momente der Geburt der Tiere, sondern etwas später ihren Anfang nimmt, wenn das Wachstum des Skeletts nachlässt, die Folgen der ungenügenden Ernährung weniger scharf ausgeprägt sein werden und sogar auf die einfache Entwicklungsverlangsamung des Skeletts beschränkt bleiben können ohne Veränderung seiner Dimensionen, seiner Form und seines Gewichts. Schwieriger ist es, die Resultate der ungenügenden Ernährung in dem Falle vorauszusehen, wenn dieselbe von reichlicher Fütterung abgelöst wird. Zur Aufklärung dieser Fragen haben wir die Tiere verschiedenen Entwicklungsbedingungen ausgesetzt.

Unsere Versuchstiere wurden unter den folgenden Ernährungsbedingungen aufgezogen:

1. die ganze Zeit über, fast sogleich nach ihrer Geburt, nährten sie sich dürftig, oder

2. sie wurden anfänglich reichlich und sodann dürftig gefüttert oder

3. umgekehrt, nach $1^1/_2$ bis 6 Monate währender dürftiger Ernährung auf gutes Futter übergeführt.

Wenn wir die Ergebnisse unserer diesbezüglichen Untersuchungen zusammenfassen, müssen wir vor allem vermerken, dass in den Fällen, in denen die Einwirkung der unzulänglichen Ernährung am handgreiflichsten in die Erscheinung trat, sie zum Ausdruck gelangte:

1. In der nicht proportionalen Gewichtsabnahme verschiedener Skeletteile, wobei die Skeletteile mit dem grösseren Koeffizienten der Gewichtszunahme verhältnismässig stärker in der Entwicklung zurückbleiben.

2. Ein vollkommener Parallelismus zwischen den Koeffizienten der Gewichtszunahme und der Stufe der Entwicklungshemmung lässt sich aber nicht bemerken, was wahrscheinlich von der die Verhältnisse trübenden Einwirkung anderer Faktoren abhängt, die in einer der Wirkung der herabgesetzten Ernährung entgegengesetzten Richtung wirken, und auch davon, dass die ungenügende

Ernährung ausser der unmittelbaren Wirkung auf die Entwicklung des Skeletts auch noch eine mittelbare ausübt, da sie von einer Entwicklungshemmung der Muskulatur begleitet ist.

3. Infolge der ungleichmässigen Entwicklungshemmung der verschiedenen Skeletteile und infolge davon, dass der Metacarpus weniger in seiner Entwicklung aufgehalten wird als die übrigen Skeletteile, weichen die Verhältnisse zwischen dem Gewicht der verschiedenen Skeletteile und dem des Metacarpus bei schlecht genährten Tieren immer in einer und derselben Richtung von den normalen ab — sie fallen, indem sie sich denjenigen nähern, die bei normal entwickelten jungen Tieren bestehen, die noch nicht ihre volle Entwicklung erreicht haben.

4. Dank dem Umstande, dass die Knochen des Rumpfes bei ungenügender Ernährung in stärkerem Maße in ihrer Entwicklung aufgehalten werden als die Knochen der Glieder (ausgenommen die Schulterblätter), ist das Gewicht der letzteren, ausgedrückt in Prozenten des Gewichts der Rumpfknochen, bei in ihrer Entwicklung zurückgebliebenen Tieren grösser als bei normal entwickelten. Folglich kommt auch in dieser Hinsicht das verkümmerte Skelett dem jungen, noch im Wachsen begriffenen nahe.

5. Bei sehr beträchtlicher Entwicklungshemmung gelingt es auch, die nicht proportionale Verringerung der linearen Dimensionen verschiedener Skeletteile festzustellen, wobei die Dimensionen (die Länge) des Metacarpus am schwächsten abnehmen, während die der anderen Skeletteile, deren Wachstum länger dauert als das des Metacarpus, stärker in der Entwicklung zurückbleiben.

6. Infolge der nicht proportionalen Entwicklungshemmung verschiedener Skeletteile und infolge des Umstandes, dass der Metacarpus am allerschwächsten in der Längsrichtung in seiner Entwicklung aufgehalten wird, sinkt das Verhältnis der Dimensionen verschiedener Skeletteile zur Länge des Metacarpus, indem es sich dem bei jungen noch nicht zur vollen Entwicklung gelangten Tieren bestehenden nähert.

7. Die weiteren Folgen der Entwicklungshemmung kommen in der Formveränderung der Knochen und ihrer Komplexe zum Ausdruck; die Abweichungen von der Norm bestehen darin, dass

bei verkümmerten erwachsenen Tieren verschiedene Teile des in seiner Entwicklung zurückgebliebenen Skeletts Besonderheiten beibehalten, die dem jungen Alter eigentümlich sind.

a) Die verkümmerten Röhrenknochen sind dünner als die normalen; ihre Epiphysen sind in querer Richtung verhältnismässig stärker entwickelt als die Diaphyse. Die Querdurchmesser der Epiphysen von dürftig ernährten Tieren sind wenig von den Querdurchmessern der entsprechenden Diaphysen normal entwickelter Exemplare verschieden. Diese Tatsache bestätigt in vollem Umfange die Richtigkeit der früher gemachten Folgerung: bei unzulänglicher Ernährung nehmen die Dimensionen derjenigen Skeletteile am wenigsten ab, die beim neugeborenen Lamm ihrer endgültigen Grösse am nächsten kommen und sich durch die kleinsten Wachstumskoeffizienten auszeichnen.

b) Beim Schädel bleibt der Gesichtsteil in der Entwicklung zurück, weshalb alle seine Querdurchmesser, ausgedrückt in Prozenten der basilaren Schädellänge, grösser sind als beim normalen Schädel.

c) Was die Form des Schulterblatts (das Verhältnis zwischen seiner Länge und Breite) anbelangt, so weicht auch sie offenbar in der oben angegebenen Richtung von der normalen ab, d. h. bewahrt die für das junge Alter charakteristische Eigentümlichkeit. Allein die Abweichungen sind nicht in dem Grade scharf ausgeprägt, dass es immer leicht fiele, dieselben zu bemerken. Nach der Kontur des oberen Randes nähert sich das Schulterblatt in der Entwicklung zurückgebliebener Tiere dem Schulterblatt normal entwickelter junger Tiere.

d) Endlich ist die grösste Breite des os innominatum beim stark in der Entwicklung zurückgebliebenen Knochen geringer als beim normalen. In der Breite des Beckenausganges beobachtet man keinerlei charakteristische Abweichungen von der Norm. Das pflegt bei erwachsenen Tieren so zu sein. Beim Vergleichen von jungen Exemplaren, die sich mit verschiedener Schnelligkeit entwickelten, sind bei den schlecht genährten Tieren so-

wohl die grösste Breite des Beckens, als auch die Breite des Beckenausganges, ausgedrückt in Prozenten der Länge des os innominatum, kleiner als bei den normal entwickelten. Die Unterschiede in der relativen Breite des Beckenausganges verwischen sich mit dem Alter.

Das Skelett von Tieren, die sich in der Jugend sehr dürftig ernährt hatten, näherte sich in einigen Fällen, sowohl seinem absoluten Gewicht nach, als auch nach den Verhältnissen des Gewichts und der Dimensionen seiner Teile, als auch nach einigen anderen Eigentümlichkeiten, dem Skelett von 3—4monatigen, normal entwickelten Lämmern.

In den Fällen, wo das Skelett nicht besonders stark in der Entwicklung zurückbleibt, wo das Gewicht desselben sich im Vergleich zum normalen (annähernd) um 20% und weniger verringert, treten die oben erwähnten Merkmale der Entwicklungshemmung nicht so scharf in die Erscheinung; einige von ihnen können sogar ganz fehlen. Es wäre aber fehlerhaft, zu meinen, dass die wirklichen Folgen der ungenügenden Ernährung in diesen Fällen andere wären als in den oben besprochenen. Es ist viel natürlicher anzunehmen, dass hier nur quantitative Unterschiede vorliegen und dass infolge der schwächeren Einwirkung des uns beschäftigenden Faktors (der ungenügenden Ernährung) seine Wirkung leichter maskiert und sogar durch entgegenwirkende Einflüsse entstellt wird.

Am deutlichsten und leichtesten sind die Folgen unzulänglicher Ernährung an den Röhrenknochen (Dünnwerden) und an der Formveränderung des Schädels (Verbreiterung) zu bemerken.

Es ist bemerkenswert, dass auch in den Fällen, wo die unzulängliche Ernährung der jungen Tiere von reichlicher Ernährung abgelöst wurde, das Skelett nicht seine volle Entwicklung erreichte und die Merkmale der Entwicklungshemmung sich wesentlich in nichts von denjenigen unterschieden, durch die der Einfluss der unzulänglichen Ernährung gekennzeichnet ist, wenn letztere sogleich nach der Geburt des Tieres oder bald nach derselben beginnt und während der ganzen Dauer seiner Jugendzeit anhält.

Die Tatsache, dass der in seiner Entwicklung aufgehaltene Schädel verhältnismässig breiter ist als in der Norm, kann wenigstens für das Schaf als durch unsere Untersuchungen genau festgestellt betrachtet werden. Da aber unsere Beobachtungen der herrschenden Ansicht über diesen Gegenstand widersprechen, so haben wir in unserer ausführlichen Abhandlung eine eingehendere Besprechung dieses Verhaltens gegeben, auf die wir verweisen.

Theoretisch liegt nichts Unwahrscheinliches in der Voraussetzung, dass die geringste Verschlechterung der Ernährung nur eine Verlangsamung des Skelettwachstums hervorruft und nicht im geringsten an seinem Gewicht, seinen Dimensionen und anderen Eigentümlichkeiten zum Ausdruck gelangt; doch ist es kaum möglich, dieselbe experimentell nachzuweisen, uns ist das wenigstens nicht gelungen.

Ungenügende Ernährung in der Jugend schiebt die Zeit der Verwachsung der Epiphysen der Röhrenknochen und den Wechsel der Milchschneidezähne hinaus, und das um so stärker, je bedeutender die Ernährung herabgesetzt ist. Allein der Wechsel der Milchschneidezähne verspätet sich bei weitem nicht so bedeutend, wie die Zeit des Verwachsens der Epiphysen, weshalb bei Tieren, deren Entwicklung stark durch ungenügende Ernährung unterdrückt wurde, einige von den Epiphysen, die bei normaler Ernährung *vor* dem Auftreten des ersten Paares der bleibenden Schneidezähne an den Knochenkörper anwachsen, noch *nach* dem Wechsel des ersten und sogar des zweiten Paares der Milchschneidezähne frei (durch Knorpel verbunden) zu sein pflegen.

Bei unzulänglicher Ernährung wird auch der Prozess der Verknöcherung des os innominatum verlangsamt. So z. B. treten bei sich normal entwickelnden Tieren die Knochenkerne in den Sitzbeinhöckern zwischen dem 6. und 7. Monat des Luftlebens auf, während die völlige Verwachsung der Sitzbeinhöcker mit dem Knochenkörper nicht später als im Alter von 20—21 Monaten erfolgt. In diesem Alter verwächst auch der vordere Rand des os innominatum. Bei sehr schlecht ernährten Tieren bleibt er noch im Alter von 4 Jahren knorpelig, und die Knochenkerne fehlen in den Sitzbeinhöckern bei Tieren, die das Alter von $3^1/_2$ Jahren erreicht haben.

Die Folgen der Kastration der Schafböcke in frühem Alter.[1])

Die Kastration der ♂♂ in jungem Alter wirkt merklich auf die Entwicklung des Skeletts und auf seine Eigentümlichkeiten ein. Unter dem Einfluss der Kastration verändert sich:

1. Die Form des Schädels. Der Schädel wird schmäler. Bei Kastraten wächst der Schädel verhältnismässig stark (übernormal) in der Längs- und schwach in der Querrichtung. Die vermerkten Unterschiede in der Form des Schädels sind nicht scharf ausgeprägt; es gelingt nur bei Vergleichung von Tieren einer und derselben Rasse und mitunter nur bei Vergleichung von nahe verwandten und unter den gleichen Bedingungen zur Entwicklung gelangten Tieren dieselben zu bemerken.

Der Schädel ist bei Hammeln sogar schmäler als bei mit ihnen verwandten Mutterschafen.

2. Unter dem Einfluss der Kastration erfolgt eine Verlängerung des Halsteils der Wirbelsäule. Nach den Verhältnissen der Länge ihrer Hauptabschnitte nähert sich die Wirbelsäule der Kastraten der der Mutterschafe.

3. Das Längenwachstum des os innominatum wird unter dem Einfluss der Kastration augenscheinlich geschwächt, während das Wachstum in der Querrichtung besonders über der Mitte der Foramina obturata zunimmt. Bei Kastraten ist das os innominatum über den Foramina obturata relativ und oft auch absolut breiter als bei in geschlechtlicher Hinsicht normalen ♂♂. Die vermerkten Unterschiede in der Form des os innominatum werden sogar bei der Vergleichung von Tieren verschiedener Rassen bemerkt.

Die Kastraten nehmen nach der Form des os innominatum eine Zwischenstellung zwischen den geschlechtlich normalen ♂♂ und ♀♀ ein.

4. In der Form des Schulterblatts gelangen keine scharf ausgeprägten Unterschiede zwischen Kastraten und geschlechtlich normalen ♂♂ zur Beobachtung. Augenscheinlich nähern sich die Kastraten auch in dieser Hinsicht den ♀♀.

5. Bei Kastraten nimmt das Längenwachstum der hauptsächlichsten Röhrenknochen zu, weshalb die Röhrenknochen bei

[1]) Die Tiere wurden im Alter von 1 Monat kastriert.

Kastraten eine grössere absolute Länge erreichen als bei mit ihnen verwandten geschlechtlich normalen ♂♂.

Durch die allergrösste relative Länge (bei Vergleichung mit ♂♂) zeichnet sich der Radius aus, den zweiten Platz nimmt in der Regel die Tibia ein.

Bei den Hammeln sind die Röhrenknochen relativ dünner als bei den geschlechtlich normalen ♂♂ (auf die Volumeinheit kommen bei ihnen mehr Längeneinheiten). Die Unterschiede sind übrigens nicht gross. Sie hängen zum Teil von der schwächeren Entwicklung der Muskelfortsätze bei den Hämmeln, zum Teil von dem im Vergleich zu der Länge kleineren Querdurchmesser der Epiphysen ab.

Die Folgen der Kastration treten sehr charakteristisch am Gewicht der verschiedenen Skeletteile hervor: die einen erreichen das Normalgewicht oder übertreffen es sogar (die Knochen der Glieder ausser den Schulterblättern, in einigen Fällen der Schädel), die anderen bleiben hinter dem Normalgewicht zurück (Rumpfknochen, Schulterblätter, in einigen Fällen der Schädel).

Wenn geschlechtlich normale ♂♂ stark gehörnt sind, Kastraten entweder ungehörnt sind, oder schwach entwickelte Hornzapfen haben, so bleiben bei den Kastraten die Wirbel verhältnismässig am meisten in der Entwicklung zurück, und sogar mehr als der Schädel. Bei der Hornlosigkeit der ♂♂ und der Hammel räumt die Wirbelsäule nach der Grösse des Gewichtsverlusts anderen Skeletteilen: den Rippen, dem Brustbein den ersten Platz ein.

Die beim Vergleiche mit den Kontrolltieren sich ergebenden Gewichtsveränderungen des Schädels infolge von Kastration hängen hauptsächlich davon ab, ob die geschlechtlich normalen Widder (Kontrolltiere) gehörnt oder hornlos sind; wenn die Widder gehörnt sind, die Kastraten hornlos oder schwach entwickelte Hornzapfen besitzen,[1]) so nimmt der Schädel des Hammels verhältnismässig stärker an Gewicht ab, als das Skelett als Ganzes und als viele von den Rumpfknochen, die Wirbelsäule jedoch ausgenommen. In dem Falle aber, wenn die in geschlechtlicher Hinsicht normalen ♂♂ gleichfalls hornlos sind, ist das Schädelgewicht bei den Kastraten weniger von dem der geschlechtlich normalen Widder unter-

[1]) Die Folgen der Kastration bestehen in diesem Falle in völliger Hornlosigkeit, oder in schwacher Entwicklung der Hornzapfen.

schieden, als das Gewicht des ganzen Skeletts und pflegt demselben entweder gleich oder sogar unbedeutend grösser zu sein.

Von allen Knochen der Glieder erfolgt nur allein bei den Schulterblättern unter dem Einfluss der Kastration eine Gewichtsverringerung; in dieser Hinsicht bilden die Schulterblätter eine Analogie zu den Rumpfknochen.

Dank dem Umstande, dass das Gewicht der Rumpfknochen sich infolge der Kastration mehr oder weniger stark verringert, während das Gewicht der Knochen der Glieder (ausser den Schulterblättern) nicht nur nicht abnimmt, sondern sogar zunimmt, ändert sich das für die Widder normale Verhältnis zwischen dem Gewichte beider Knochengruppen infolge der Kastration: bei normalen Widdern wiegen die Knochen der Glieder bedeutend weniger als die Rumpfknochen, bei Kastraten kommt ihr Gewicht entweder dem der Rumpfknochen nahe, oder übersteigt dasselbe merklich. Die Unterschiede sind in den Fällen besonders gross, wo die geschlechtlich normalen Widder (Kontrolltiere) gehörnt sind und wo als Folge der Kastration Entwicklungshemmung der Hornzapfen oder sogar deren völlige Atrophie einzutreten pflegt. In dieser Hinsicht nähern sich die Kastraten nicht nur den Mutterschafen, sondern übertreffen sie sogar: bei Mutterschafen unterscheidet sich das Gewicht der Extremitätenknochen, ausgedrückt in Prozenten des Gewichts der Rumpfknochen, weniger von dem bei Widdern bestehenden. Bemerkenswert ist, dass auch nach der Stufe der Entwicklungshemmung der verschiedenen Skeletteile zwischen Hammeln und Mutterschafen eine erstaunliche Ähnlichkeit beobachtet wird.

Die oben vermerkten Verschiedenheiten zwischen dem Skelett von Hammeln und von geschlechtlich normalen Widdern hat man teilweise der schwächeren Entwicklung der Muskulatur bei Kastraten zuzuschreiben. Es ist augenscheinlich, dass die Einwirkung dieses Faktors am stärksten an der Gewichtsabnahme gerade derjenigen Skeletteile zum Ausdruck kommen muss, mit denen eine beträchtliche Masse von Muskeln verbunden ist (Wirbel, Rippen, os innominatum etc.), was auch in Wirklichkeit beobachtet wird. Von diesem Standpunkte aus lässt sich auch leicht erklären, warum, wenn die Kontrolltiere (geschlechtlich normale ♂♂) gehörnt sind, bei Kastraten die Wirbelsäule relativ stärker in der Ent-

wicklung zurückbleibt, als in dem Falle, wenn auch die normalen Widder (Kontrolltiere) hornlos sind.

Die Ursache der Verlängerung des Halsteils der Wirbelsäule bei Kastraten hat man unserer Meinung nach auch in der Schwächung der Halsmuskulatur bei ihnen zu suchen. Die Halsmuskeln pressen bei ihrer Kontraktion die Halswirbel aneinander, und das offenbar um so stärker, je besser die Muskulatur entwickelt ist. Diese Kompression der Wirbel behindert sie im Längenwachstum, und zwar um so stärker, je stärker die die Wirbel zusammenpressende Kraft ist. Wahrscheinlich erfolgt aus demselben Grunde die oben vermerkte übernormale Verlängerung der Röhrenknochen, die mit einem gewissen Dünnwerden derselben verbunden ist.

Es gibt aber solche Eigentümlichkeiten des Skeletts bei Hammeln, z. B. eine Verschmälerung des Schädels in den Jochbeinbögen, eine Verbreiterung des os innominatum besonders über den Foramina obturata, deren Entwicklung sich nicht auf so einfache Weise erklären lässt. Unverständlich ist auch, warum bei Hammeln die Verknöcherung des os innominatum sich so stark verspätet.

Die Ähnlichkeit zwischen dem Skelett von Mutterschafen und Kastraten, auf die oben hingewiesen wurde, lässt sich auch leicht durch die im Vergleich zu den in geschlechtlicher Hinsicht normalen Widdern schwache Entwicklung der Muskulatur bei den Mutterschafen erklären. Nichtsdestoweniger kann man von diesem Standpunkt aus nicht alle Ähnlichkeitszüge erklären, ebenso wie dadurch auch nicht klargestellt wird, warum das Skelett normal entwickelter Mutterschafe nicht die Dimensionen und das Gewicht des Skeletts von gut entwickelten Kastraten erreicht.

Der wahrscheinliche Grund der (im Vergleich zu den Mutterschafen) stärkeren Entwicklung des Skeletts bei Hammeln besteht darin, dass die Kastraten bis zur Entfernung der Hoden und noch einige Zeit nachher dem Einflusse der von den letzteren produzierten Stoffe ausgesetzt sind, die, wie bekannt, auf den tierischen Organismus stark erregend wirken. Es wäre inter-

[1]) Der Autor stellt gegenwärtig Versuche (an Schafen) zur Aufklärung dieser Frage an. Die ♂♂ wurden am 3.—4. Tage nach der Geburt kastriert. Parallel zu diesen Untersuchungen werden auch Versuche mit der Kastration von Mutterschafen angestellt.

essant, die Richtigkeit dieser Voraussetzung zu kontrollieren, indem man die Kastration der ♂♂ bald nach der Geburt und nicht einen Monat nach derselben, wie in unseren Versuchen, ausführte. Wenn die stärkere Entwicklung des Skeletts bei Hammeln wirklich von der angegebenen Ursache abhängt, so muss bei sehr früher Kastration die Ähnlichkeit des Skeletts von Hammeln mit dem der Mutterschafe noch vollkommener in die Erscheinung treten.[1])

Die Vergleichung der Folgen der Kastration und der unzulänglichen Ernährung in der Entwicklungsperiode lässt bedeutende Verschiedenheiten zwischen beiden erkennen.

Bei den in der Entwicklung zurückgebliebenen Tieren ist der Schädel in den Jochbeinbögen relativ breiter als bei normalen. Bei Kastraten ist das umgekehrte der Fall.

Bei den in der Entwicklung zurückgebliebenen Tieren unterscheidet sich die Form des os innominatum wenig von der normalen, oder aber der grösste Durchmesser desselben durch die Darmbeine ist etwas kleiner als in der Norm.

Bei Kastraten ist der Beckenausgang (der Querdurchmesser über den Foramina obturata) merklich breiter als bei geschlechtlich normalen Widdern; bisweilen ist auch der grösste Durchmesser durch die Darmbeine bei ihnen gleichfalls grösser als bei Widdern.

Bei in der Entwicklung aufgehaltenen Tieren sind die Röhrenknochen kürzer, dünner und leichter als bei normalen.

Unter dem Einflusse der Kastration entwickeln sich die Röhrenknochen stärker in der Längsrichtung als in der Norm; ihr Gewicht bleibt nicht hinter dem der normalen Knochen zurück, oder übertrifft sogar letzteres; wenn ein Dünnwerden der Knochen (oder richtiger, eine Vergrösserung des Verhältnisses zwischen Länge und Volumen der Knochen) auch statthat, so doch nur in unbedeutendem Grade.

Obwohl sich das Verhältnis zwischen dem Gewicht der Knochen der Glieder und dem der Rumpfknochen, sowohl bei Kastraten, als auch bei Tieren, die sich in der Jugend dürftig genährt haben, in der gleichen Richtung ändert, so hängt das

[1]) Der Autor stellt gegenwärtig Versuche (an Schafen) zur Aufklärung dieser Frage an. Die ♂♂ wurden am 3.—4. Tage nach der Geburt kastriert. Parallel zu diesen Untersuchungen werden auch Versuche mit der Kastration von Mutterschafen angestellt.

bei den letzteren von der verhältnismässig starken Entwicklungshemmung der Rumpfknochen im Vergleich zu der der Extremitätenknochen (die Schulterblätter ausgenommen) ab, während bei den ersteren das normale Verhältnis zwischen dem Gewicht der Extremitätenknochen und dem der Rumpfknochen infolge von Entwicklungshemmung der Rumpfknochen und der normalen, oder sogar übernormalen Entwicklung der Extremitätenknochen (die Schulterblätter ausgenommen) umgestossen wird.

Die oben vermerkten Folgen der im frühen Alter ausgeführten Kastration treten mit genügender Bestimmtheit 1 Jahr nach der Entfernung der Hoden in die Erscheinung. Es ist durchaus möglich, dass die Wirkung der Kastration viel früher einsetzt, doch ist es schwer, wenn nicht unmöglich, geringfügige Veränderungen des Skeletts wahrzunehmen. Als eine der ersten Folgen der Kastration kann man die Verlangsamung, oder sogar das völlige Aussetzen des Wachstums der Hornzapfen und das verspätete Auftreten der Knochenkerne in den Sitzbeinhöckern und in den Knorpelplatten, die bei jungen Tieren den vorderen Rand des Darmbeins bedecken, bezeichnen.

Aus dem anatom.-histologischen Laboratorium der Universität St. Petersburg.
Vorstand: Prof. Dr. A. S. Dogiel.

Zur Frage über den feineren Bau der varikösen Verdickungen an den marklosen Nervenfasern.

Von

Anton Nemiloff

Assistent am anatom.-histolog. Laboratorium der Universität St. Petersburg.

Hierzu Tafel XXI.

1. Kurze historische Übersicht.

Mit der Frage über den feineren Bau der Nervenfasern sind so viele Fragen allgemein-morphologischen Charakters verknüpft, dass eine jede, auf den ersten Blick scheinbar unwichtige Beobachtung, die ein unwesentliches Baudetail dieses wichtigen Bestandteils eines Neurons klarstellt, Beachtung verdient und Veranlassung zu mehr oder weniger wichtigen theoretischen Betrachtungen geben kann.

In den letzten Jahren ist es dank den hervorragenden Untersuchungen von A. Dogiel (20, 21), R. Cajal (51), die daraufhin von Tello (63—66), Kolmer (30), Botezat (11, 12), Lefébure (33, 34), Boeke (7—10) u. a. bestätigt worden sind, gelungen, das allgemeine Prinzip festzustellen, nach welchem sämtliche Anschwellungen, Verdickungen und Verbreiterungen des Achsenzylinders in den verschiedenen Nervenapparaten aufgebaut sind. Es hat sich hierbei herausgestellt, dass an der Peripherie die Nervenfibrillen nirgends frei endigen, wie es früher angenommen wurde, sondern geschlossene Schlingen und Netze bilden, und dass somit in sämtlichen Endapparaten das Bestreben zutage tritt, in grösserem oder geringerem Maße sowohl die Menge der Fibrillen selber, als auch des sie umgebenden Axoplasmas oder der perifibrillären Substanz zu vermehren. —

Wenn somit die Frage über den Bau resp. über die Beziehungen zwischen Fibrillen und interfibrillärer Substanz in den Endplättchen zurzeit als fast entschieden angesehen werden kann, so lässt sich dasselbe nicht von den diesen Plättchen gleichenden

Verbreiterungen und Verdickungen des Achsenzylinders sagen, welche im Verlauf sowohl des Nervenfortsatzes als auch der Dendriten angetroffen werden und unter der allgemeinen Bezeichnung „variköse Verdickungen", „perlschnurförmiger Zustand", „état moniliforme" usw. bekannt sind.

Nachdem in den 90er Jahren A. Dogiel (16—19) und Renaut (52) die Aufmerksamkeit der Beobachter auf diese Verdickungen oder Anschwellungen der Fortsätze der Nervenzellen gelenkt hatten, sind viele Arbeiten, sowohl rein morphologische als auch experimentelle, erschienen, welche sich bemühten, die Entstehungsbedingungen, sowie die Bedeutung dieser rätselhaften Gebilde festzustellen.

Ein besonderes Interesse erlangt diese Frage dadurch, dass sie mit den Theorien der Funktion der Nervenzellen verknüpft wurde, welche durch die Lehre von der Selbständigkeit der Nerveneinheiten, der Neurone, hervorgerufen worden waren. Von diesem oder jenem Entscheid der Frage wurde die Möglichkeit erwartet, derartige sensationelle Hypothesen, wie z. B. die Hypothese des Amöboismus der Nervenzellen oder die histologische Theorie des Schlafes (Rabl-Rückhard [50], Wiedersheim [69], Lépine [36], Mathias Duval [22, 23], welche eine Zeitlang die Forscher stark bewegte, zu bestätigen oder zu widerlegen.

Es ist natürlich, dass diese interessanten und scharfsinnigen Hypothesen, die sich jedoch auf keine feststehenden morphologischen Befunde stützen konnten, einen starken Einfluss auf den Charakter der Forschungen in dem uns hier interessierenden Gebiet ausüben mussten. Bei vielen Histologen gingen die Ideen den Beobachtungen nicht parallel, sondern eilten ihnen voraus und veranlassten die Forscher, sich unwillkürlich einer der Hypothesen, mit der sie sympathisierten, zuzuneigen. Wird fernerhin der Umstand in Betracht gezogen, dass als Untersuchungsobjekt in der Mehrzahl der Fälle das Zentralnervensystem (besonders die Hirnrinde) diente, wobei bis in die letzte Zeit hinein als einziges mikroskopisches Untersuchungsverfahren die Golgimethode diente, die für die Untersuchung des feineren Baues der Nervenelemente vollkommen untauglich ist und inkonstante Resultate ergibt, so wird es durchaus verständlich, dass die Befunde der Autoren in der hier aufgeworfenen Frage sich widersprechen und nicht die Möglichkeit geben, irgendwelche Schlüsse aus ihnen zu ziehen.

Zunächst bleibt die Frage unentschieden, unter welchen Bedingungen an den Fortsätzen der Nervenzellen diese rosenkranzförmigen Verdickungen auftreten?

Einige Autoren neigen der Ansicht zu, dass diese Gebilde nur beim Absterben der Dendriten der Nervenzelle und der Nervenfortsätze auftreten. Allen (1) beobachtete z. B. direkt die Bildung der varikösen Anschwellungen unter dem Mikroskop und nicht nur auf gefärbten Präparaten, sondern auch auf Fasern, die keiner Behandlung unterzogen waren. Es gelang ihm wahrzunehmen, dass die anfangs glatte, zylindrische Faser allmählich stellenweise dünner wurde, wobei die hier abnehmende Substanz sich an anderen Stellen in Form von Anschwellungen anhäufte. Diese nahmen allmählich an Grösse zu, so dass sie schliesslich nur durch feine Fäden verbunden blieben, welche bisweilen auch durchrissen, worauf die ganze Faser sich als eine Reihe von kleinen Kugeln oder Ellipsoiden darstellte. Nach Allen stellen somit die varikösen Verdickungen postmortale Veränderungen der Fortsätze einer Nervenzelle dar. Derselben Ansicht ist auch Tuckett (67). Seiner Ansicht nach äussern sich die postmortalen Veränderungen an der marklosen Faser nicht nur im Auftreten der erwähnten runden oder ovalen Verdickungen, sondern auch im Bersten der letzteren, wobei die Hülle in Fibrillen zerfällt. Bethe (6) beobachtete gleich Allen bei Carcinus maenas unmittelbar unter dem Mikroskop das allmähliche Auftreten von Varikositäten an den Nervenfasern, die dadurch entstehen, dass die flüssige perifibrilläre Substanz sich stellenweise in Form von grösseren oder kleineren Tropfen anhäuft; diese bleiben durch zu Bündeln vereinigte Neurofibrillen verbunden: „Wie von einzelnen Golgi-Leuten immer noch den perlschnurartigen Nervenfasern und Dendriten eine physiologische Bedeutung zugeschrieben werden kann, ist unbegreiflich. Sie zeigen damit nur, dass sie die Methylenblauliteratur ignorieren.“ Auf die Ungeeignetheit des Golgiverfahrens zum Studium der varikösen Verdickungen weisen auch Weil und Frank (68) hin. Sie führten eine Reihe von Untersuchungen vermittels verschiedener Abänderungen des Golgiverfahrens an einem mannigfaltigen, sowohl normalen als pathologischen Material aus. Hierbei hatte es sich herausgestellt, dass das gesamte Material, welches nach dem sogenannten langsamen Verfahren von Golgi bearbeitet worden war, Nervenzellen enthielt mit Fortsätzen, die der Varikositäten fast vollkommen entbehrten. Bei Anwendung des „gemischten“ oder „raschen“ Verfahrens von Golgi wurden die Varikositäten fast stets angetroffen; ihre Zahl war freilich nicht konstant, in einigen Fällen traten sie in grösserer Menge, in anderen in geringerer auf; in der Regel jedoch waren sie in beträchtlich grösserer Zahl vorhanden als bei Anwendung des „langsamen“ Verfahrens. Die Resultate hingen hierbei durchaus nicht davon ab, ob das Tier, dem das Material entnommen war, normal, krank oder vergiftet war. Hieraus kann mit einer grossen Wahrscheinlichkeit der Schluss gezogen werden, dass die Varikositäten Kunstprodukte darstellen, die infolge der Anwendung des Golgiverfahrens entstehen.

Zu demselben Resultat gelangt schliesslich auch Reuss (53), der Material von den verschiedensten Tieren (Frosch, Maus, Kaninchen, Meer-

schweinchen, Hund) unter verschiedenen experimentellen Bedingungen (Kokainisierung, Faradisation, Winterschlaf, Äther- und Chloroformnarkose, Chloralhydrat, Ermüdung, Unterbindung der Aorta u. a. m.) benutzte. Ausserdem bediente er sich noch eines reichhaltigen pathologischen Materials und untersuchte Gehirnstücke von progressiven Paralytikern, von Epileptikern, von Leuten, die an Dementia senilis, Paranoia und akutem hallucinatorischem Wahnsinn erkrankt waren. Parallel wurden natürlich auch sorgfältige Kontrolluntersuchungen angestellt. Variköse Verdickungen waren hierbei freilich auf vielen Präparaten wahrgenommen worden, und zwar in beträchtlicher Menge, doch war es nicht gelungen, irgend welche Gesetzmässigkeit in ihrem Auftreten aufzufinden. Deutliche Bilder des sogenannten „état moniliforme" oder der varikösen Atrophie werden unter den verschiedensten physiologischen Bedingungen angetroffen, und zwar gleich häufig bei normalem als auf pathologischem Material. Diese Befunde veranlassten Reuss, die Varikositäten für Kunstprodukte zu halten, deren Form und Zahl von dem „Charakter der Imprägnation" des betreffenden Gewebsstückes abhängt.

Bartels (5), der die Achsenzylinder des N. opticus untersuchte, hält nur diejenigen Varikositäten für pathologische, welche den Durchmesser der normalen Nervenfaser übertreffen. Was die kleinen Varikositäten anbetrifft, so können sie auch an normalen Fasern auftreten als Resultat von ungünstigen Fixierungsbedingungen. In diesen Fällen stellen die Anschwellungen gerade die Stellen dar, an denen die Nervenfasern am wenigsten verändert sind, während an den verdünnten Stellen unter dem Einfluss der Behandlung eine Verengung erfolgt ist.

Eine Reihe von Autoren hält die Varikositäten für pathologische Erscheinungen. Iwanoff (28) z. B. nimmt an, dass der Schwund dornartiger Anhänge an den Fortsätzen und das Auftreten von Varikositäten in vielen Fällen auf schwere destruktive Veränderungen der Nervenzellen hinweisen könne. Da jedoch dieselben Varikositäten auch infolge der Bearbeitung, z. B. beim Eindringen der Fixierungsflüssigkeit auftreten und von postmortalen Veränderungen der Nervenzellen begleitet sein können, so wird, nach der Ansicht des Verfassers, die pathologisch-anatomische Bedeutung der betreffenden Bildungen dadurch beträchtlich eingeengt. Denselben Standpunkt nimmt auch Soukhanoff (60) ein, welcher den varikösen Zustand der Dendriten für eine besondere Art von Degeneration oder Atrophie der Nervenzellen hält, welche als Folge von Ernährungsstörungen sich geltend macht; nach der Ansicht dieses Forschers wird diese Degeneration aller Wahrscheinlichkeit nach nicht von tiefen Funktionsstörungen der Gehirnrinde begleitet und führt nicht unbedingt zu einer vollen Zerstörung der betreffenden Nervenzellen.

Unter experimentellen Bedingungen beobachteten das Auftreten von Varikositäten und die hochgradigere Form „état moniliforme" Demoor (14, 15) nach Morphium-, Choralhydrat- und Chloroformvergiftung, Pirelli (48) bei experimenteller Sublimatvergiftung, Sacerdotti und Ottolenghi (55) bei experimenteller Uraemie, Vincenzi (70) bei experimentellem Tetanus, Peters (47) bei verschiedenen Gehirnerkrankungen, Stefanowska (61, 62) bei Ermüdung nach Äthernarkose und nach Einwirkung verschiedener starker

Reizmittel, Scagliosi, G. (56) nach experimenteller Gehirnerschütterung, Héger (27) während der Narkose, dem Winterschlaf, nach Erfrierung und starken Schmerzreizungen, Monti (39, 40, 41) beim Hungern, bei Kapillarembolie, bei Anaemie infolge von Arterienligatur u. s. w., Rybakow (54) nach Bleivergiftung, Querton (49) während des Winterschlafes und nach starken Reizen, Havet (25, 26) nach Einwirkung von Chloroform, Äther, Morphium, Strychnin und Chloral. Kleefeld, A. (29) nach Alkoholvergiftung. Narbut (42, 43) während des natürlichen Schlafes u. s. w.

Andererseits haben fast unter denselben experimentellen Bedingungen, bei mehr oder weniger gleichen Untersuchungsmethoden, andere Forscher keinerlei Veränderungen an den Fortsätzen der Nervenzellen beobachtet. Azoulay (2) unterwarf eine Maus im Verlauf einer ganzen Stunde der Einwirkung von Ätherdämpfen und hatte daraufhin keinerlei besondere Veränderungen in den Zellen gefunden. Lugaro (37, 38) spritzte einem Kaninchen ein Gemisch von Morphium und Chloralhydrat ein und fand nach einer zweistündigen tiefen Narkose in den Zellen nichts anormales; Soukhanoff (59) konnte nicht feststellen, dass die varikösen Verdickungen nach der Einwirkung von Äther, Chloroform und Alkohol deutlicher werden; Carinj (13) fand nach einer Kokainisierung nach der Methode von Bier nur eine äusserst schwache variköse Atrophie der protoplasmatischen Fortsätze und die auch nur bei einer geringen Zahl von Zellen; Guerrini, G. (24) sah nach einer experimentellen Ermüdung beim Hunde die Fortsätze der Nervenzellen unverändert.

Noch weniger als die Entstehungsbedingungen der varikösen Verbreiterungen ist der feinere Bau derselben bekannt. In der Mehrzahl der Fälle sind die betreffenden Beobachtungen an Golgipräparaten gemacht worden; die Golgimethode gibt jedoch nicht die Möglichkeit, den feineren Bau der Fasern und der Fortsätze der Nervenzellen zu eruieren. Die neuesten Untersuchungsmethoden, welche es ermöglichen, den fibrillären Bau dieser Elemente zu studieren, sind hierzu fast nicht angewandt worden, so dass nur einzelne nicht zusammenhängende Hinweise vorhanden sind. So ist es Athias (3) gelungen, nach Cajals Verfahren eine recht deutliche Imprägnation der Fibrillen in den varikösen Verdickungen von Dendriten der Pyramidenzellen zu erhalten; seinen Zeichnungen nach bilden die Fibrillen hier kein regelmässiges Netz, sondern erscheinen an den Stellen der Verdickungen lockerer angeordnet. In den letzten Jahren hat Legendre, R. (35) vermittels des Verfahrens von Bielschowsky die Dendriten von Nervenzellen des Hundes untersucht und fand, dass an den Stellen der varikösen Verdickungen sich Vakuolen bilden, welche ein Auseinanderweichen der Fibrillen bewirken. Diese Erscheinung ist nach Ansicht des Autors nicht vollkommen normal, er nimmt jedoch Anstand, den Grund derselben näher zu bestimmen; jedenfalls erfolgt bei dieser Vakuolisierung der Dendriten nach dem Verfasser keine Kontraktion der Nervenzelle.

Hinsichtlich der physiologischen Bedeutung dieser Gebilde stellt die Mehrzahl der Autoren das mikroskopische Bild „état moniliforme“ in Zusammenhang mit der Theorie des Amöboismus der Nervenzellen oder mit der Frage über die sogenannte Plastizität der Neurone.

M. Duval (22, 23) und seine Nachfolger halten die varikösen Verbreiterungen für das unmittelbare Resultat von amöboiden Bewegungen der Nervenzellenfortsätze.

Renaut (52) nimmt an, dass die Varikositäten unter der direkten Einwirkung der Tätigkeit der Nervenzelle entstehen. Das Entstehen der knotenförmigen Anschwellungen an den Fortsätzen der Nervenzellen bedingt eine gewisse Spannung dieser, die ihrerseits einen Einfluss hat auf die Kontaktbeziehungen zwischen den Nervenzellen. Nach der Ansicht von Renaut spielen die Varikositäten somit eine Rolle bei der Vereinigung und der Isolierung der Neurone und stellen den morphologischen Ausdruck des Tätigkeitszustandes der Zelle dar.

Héger (27) hält desgleichen die Variabilität oder Plastizität der Nervenzelle für eine der wichtigsten Eigenschaften derselben; dieselbe ist nicht nur für die Nervenzelle selber charakteristisch, sondern auch für deren Fortsätze und die Anhänge dieser. Derselben Ansicht ist auch Demoor (14, 15), nach ihm weisen die varikösen Verdickungen darauf hin, dass das Protoplasma der Nervenzellen kontraktil ist. Der variköse Zustand stellt nur eine spezifische Reaktion der Nervenzelle auf gewisse Reize dar, er hat möglicherweise eine Störung der normalen Beziehungen zwischen den Neuronen zur Folge.

Zugunsten einer Kontraktilität der Fortsätze der Nervenzellen sprechen sich auch Odier (45, 46), Querton (49), Narbut (42—44), Kleefeld (29) und viele andere aus.

Um den Umfang meiner Arbeit nicht zu vergrössern, führe ich viele Arbeiten nicht an, die gleichfalls einige Beziehung zu der vorliegenden Frage haben.

Aus dem Mitgeteilen geht jedoch wohl deutlich hervor, dass uns über den varikösen Zustand der Fortsätze der Nervenzellen nichts genaues bekannt ist.

Ich entschloss mich daher, diese Frage in Angriff zu nehmen, um so mehr, als auf meinen Präparaten, die für eine andere Arbeit vorbereitet waren, einige recht deutliche Bilder vorhanden waren; es erübrigte nur dieselben durch einige spezielle Untersuchungen und Beobachtungen zu vervollständigen.

2. Untersuchungstechnik und Untersuchungsobjekt.

Zur Klarstellung derartiger histologischer Gebilde, wie sie die varikösen Verdickungen darstellen, ist die experimentelle Methode natürlich äusserst wichtig. Irgendwelche günstigen Resultate können von ihr jedoch nur in dem Falle erwartet werden, wenn der Bau dieser Gebilde unter normalen Bedingungen genau bekannt ist. Da dieses jedoch in dem gegebenen Fall nicht behauptet werden kann, so legte ich das Hauptgewicht auf das Studium der feineren Struktur der varikösen Verdickungen und

benutzte nur in äussersten Fällen das Experiment. Obgleich die varikösen Verdickungen durchaus nicht eine Besonderheit nur der marklosen Fasern darstellen, und wie es die Untersuchungen von Barrat (4), Lapinsky (31, 32) und anderen zeigen, auch an markhaltigen Fasern vorkommen, so habe ich dennoch für meine Untersuchungen nur marklose Fasern in Betracht gezogen. Die Verdickungen und Verbreiterungen der Achsenzylinder markhaltiger Fasern haben offenbar einen anderen Charakter als diejenigen der marklosen Fasern; wahrscheinlich sind es vollkommen verschiedene Gebilde. Den varikösen Verdickungen der marklosen Fasern entsprechen an den markhaltigen, wie es mir scheint, nicht die Verdickungen dieser, sondern Gebilde, die auch auf meinen Präparaten angetroffen werden, jedoch nicht dermassen häufig, dass ich sie ausführlicher beschreiben könnte.

Als Untersuchungsobjekt dienten mir von den höheren Wirbeltieren hauptsächlich Hund und Katze, von den niederen Fische (hauptsächlich Raja clavata) und von den wirbellosen Krabben (Carcinus maenas) und Krevetten (Leander rectirostris).

Bei Katzen, Hunden und Rochen untersuchte ich die weisse Substanz des Rückenmarks, in welchem, wie bekannt, eine beträchtliche Anzahl von marklosen Nervenfasern vorhanden ist und in welche zahlreiche Dendriten der Zellen der grauen Substanz eindringen; bei Krabben und Krevetten untersuchte ich hauptsächlich die Fasern des Bauchmarkes und die von ihm abgehenden Nerven.

Katzen und Hunde vergiftete ich mit Chloroform, Rochen, Krabben und Krevetten entnahm ich in lebendem Zustande das Gehirn, sodass sie während der Operation zugrunde gingen.

Zur Färbung der Nervenelemente benutzte ich hauptsächlich Methylenblau, welches mir im gegebenen Falle dieselben günstigen Resultate hinsichtlich der Tinktion der Fibrillen ergab, wie früher beim Achsenzylinder der markhaltigen Fasern der Fische (44). Gleichwie das Verfahren von S. R. Cajal und Bielschowsky unersetzlich ist für die Eruierung von Fibrillen im Protoplasma der Nervenzellen, so treten sie beim Studium des fibrillären Baues der Nervenfasern vor dem Methylenblau zurück. Freilich färbt auch das Methylenblau durchaus nicht immer die Fibrillen. Sehr häufig sind die Varikositäten dermassen stark tingiert, dass sie als vollkommen dunkle Gebilde erscheinen, in welchen keine

Struktur zu erkennen ist. Falls es jedoch, natürlich zufällig, gelingt, die Fasern in dem Moment zu fixieren, wenn nur die Fibrillen gefärbt sind, während die interfibrilläre Substanz vollkommen farblos ist, so werden äusserst demonstrative Bilder erhalten, die hinsichtlich ihrer Klarheit kaum mit den mit Silber bearbeiteten Präparaten verglichen werden können. In günstigen Fällen erscheinen hier die Fibrillen in Gestalt von dunkelblauen Fäden auf vollkommen weissem Grunde, auf welchem sie sich durch den Kontrast scharf abheben, während auf den nach S. R. Cajal und Bielschowsky behandelten Präparaten der Grund mehr oder weniger dunkel erscheint und eine derartige Kontrastfärbung niemals erreicht wird.

Für die Färbung der marklosen Fasern und Dendriten in der weissen Substanz des Rückenmarks benutzte ich eine $^1/_8{}^0/_0$ige Lösung von Methylenblau in physiologischer (0,75 %) Kochsalzlösung für Hunde und Katzen und in 1,6 %iger Kochsalzlösung für Rochen.

Bei Krabben und Krevetten schnitt ich den Bauchstrang mit den abgehenden Nerven aus, breitete ihn auf einem Objektträger aus und befeuchtete ihn darauf mit einer $^1/_8$—$^1/_{10}$ %igen Lösung von Methylenblau in 1,6 %iger Kochsalzlösung; in anderen Fällen führte ich den Krabben direkt ins Herz stärkere $^1/_2$ %ige bis 1 %ige Lösungen ein und schnitt darauf nach 15—20 Minuten den Bauchstrang aus.

Die Färbung dauerte verschiedene Zeit (von $^1/_2$ Stunde bis $1^1/_2$ Stunden); alsdann wurden die Präparate in 8 %—10 %igen Lösungen von molybdänsaurem Ammonium, dem ich bisweilen einige Tropfen Formalin oder Osmiumsäurelösung zusetzte, fixiert. Nach Beendigung der Fixierung wurden die Präparate in Wasser ausgewaschen und rasch in absolutem Alkohol entwässert, in Xylol aufgehellt und in Damara-Lack eingeschlossen.

3. Eigene Untersuchungen.

Einen der gewichtigsten Beweise zugunsten der Ansicht, dass die varikösen Verdickungen postmortale Gebilde darstellen und infolgedessen einer grösseren morphologischen oder physiologischen Bedeutung entbehren, stellen die Beobachtungen von Allen (1) und Bethe (6) dar, dass nämlich das Auftreten der varikösen Verdickungen unter dem Mikroskop verfolgt werden

kann, wenn ein bestimmtes Nervenfaserbündel längere Zeit beobachtet wird.

In den letzten Jahren habe ich häufig variköse Fasern bei verschiedenen Tieren in verschiedenen Organen mit Methylenblau gefärbt; ich hatte vielfach Gelegenheit, die Tinktion eines Nervenfaserkomplexes längere Zeit hindurch unter dem Mikroskop zu verfolgen, dennoch ist es mir keinmal gelungen, das Auftreten von neuen Varikositäten festzustellen. Stets blieb die Zahl derselben vom Beginn der Färbung bis zum Moment der Sistierung der Färbung und dem Eintauchen des Objektes in die fixierende Flüssigkeit annähernd die gleiche. Niemals ist es mir gelungen, wahrzunehmen, dass neue Varikositäten zwischen bereits vorhandenen auftraten und dass ein bestimmtes Nervenästchen mit der Zeit unter dem Mikroskop mehr Varikositäten aufwies als es anfangs hatte.

Am meisten Interesse gewährte für mich jedoch die Möglichkeit, dieses Verhalten an dem Objekt zu verfolgen, welches Bethe (6) zu dem Zweck empfohlen hatte, nämlich an Carcinus maenas. Dieses Objekt ist in der Tat für das Studium des feineren Baues der Nervenfasern sehr geeignet. Der Bauchstrang der Krabbe, mit den von ihm abgehenden Nervenstämmchen ist dermassen durchsichtig, dass er in toto unter dem Mikroskop untersucht werden kann, ohne dass er zerschnitten zu werden braucht; die Nervenelemente in ihm sind von beträchtlicher Grösse und färben sich verhältnismässig leicht in Methylenblau. Zur Untersuchung benutzte ich Vertreter von Carcinus maenas aus dem Schwarzen Meere, welche ich auf der zoologischen Station in Sewastopol erhielt. Die Krabben wurden mir in vollkommen frischem Zustande des Morgens gebracht; ich bediente mich ihrer in der Regel sofort, sodass sie selten länger als 1—2 Stunden im Aquarium unter anormalen Bedingungen verblieben. Nach raschem Entfernen der Zwingen löste ich an denselben mit einer Schere den Rückenschild ab, schnitt rasch das Bauchmark mit den von ihm abgehenden Nervenfasern und den benachbarten Muskeln aus, führte das Präparat auf ein Objektglas über, breitete es rasch aus, feuchtete es mit Methylenblau an und brachte es unter das Mikroskop bei schwacher Vergrösserung. Darauf merkte ich mir ein bestimmtes Nervenfaserbündel und verfolgte dessen Tinktion. Um ein Eintrocknen des Präparates

zu verhüten, feuchtete ich es von Zeit zu Zeit zunächst mit Methylenblau und darauf mit einer dem Meerwasser isotonischen Kochsalzlösung an.

Eine Färbung erfolgte gewöhnlich sehr bald. Bereits nach einigen Minuten war ein Teil der marklosen Fasern gefärbt in Gestalt von feinen Ästchen mit verhältnismässig grossen, varikösen Verdickungen. Allmählich breitete sich die Färbung auf eine grössere Anzahl derartiger Ästchen aus; alsdann erschienen in Form von glatten blauen Streifen auch dickere markhaltige Fasern. Ich merkte mir ein markloses und ein markhaltiges Ästchen (wobei ich aus freier Hand mit dem Bleistift dieselben annähernd skizzierte) und verfolgte ihr weiteres Schicksal während der ganzen Dauer der Färbung. Diese nahm stetig an Intensität zu, die schwache blaue Farbe wurde allmählich dunkler, wobei jedoch keine neuen Varikositäten auftraten und ihre Zahl nicht zunahm. Eine für das Auge wahrnehmbare Zunahme ihrer Grösse habe ich nicht feststellen können (genaue Messungen habe ich freilich nicht angestellt). Ich hatte bisweilen Gelegenheit, eine Faser im Verlaufe von 2—3 Stunden zu verfolgen, bis die Färbung vollkommen diffus wurde und die Fasern auf dem allgemeinen blauen Grunde verschwanden, während das ganze Präparat wahrnehmbar an Durchsichtigkeit verlor und infolge postmortaler Veränderungen trübe wurde — niemals habe ich hierbei ein Auftreten neuer Varikositäten feststellen können: stets blieb ihre Zahl auf den Fasern dieselbe.

Parallel mit diesen Wahrnehmungen beobachtete ich auch dickere markhaltige Fasern. Eine Zeitlang behielten sie die gleichen glatten Ränder wie anfangs, wobei jedoch die Färbung derselben an Intensität zunahm. Darauf traten allmählich Anschwellungen auf, anfangs stark in die Länge gezogen, die jedoch darauf in der Richtung senkrecht zur Längenachse der Faser sich ausdehnten. Die Faser erhielt hierdurch ein vollkommen varikös Aussehen; diese knotenförmigen Anschwellungen zeichneten sich jedoch auf den Präparaten von den gewöhnlichen Varikositäten der marklosen Fasern durch ihre Grösse und grobe Form aus. Diese Verdickungen auf den markhaltigen Fasern sind augenscheinlich tatsächlich postmortale Veränderungen; sie können jedoch meiner Ansicht nach nicht mit den Varikositäten der marklosen Fasern verglichen werden. Während auf den

marklosen Fasern an der Bildung der Varikositäten, wie weiter unten gezeigt werden soll, hauptsächlich die Fibrillen und die perifibrilläre Substanz des Achsenzylinders teilnehmen, wird an den markhaltigen Fasern die Verdickung von der Markscheide gebildet, sodass dieser Prozess eher mit dem Zerfall der Markscheide in den Nervenfasern der Wirbeltiere verglichen werden kann.

Mir scheint es daher, dass die erwähnten Beobachtungen von Bethe mit grosser Vorsicht aufgenommen werden müssen und dass sie einer Nachuntersuchung bedürfen. Auf Grund dessen, was ich Gelegenheit hatte zu beobachten, sehe ich durchaus keine Ursache, die varikösen Verdickungen auf den marklosen Fasern für postmortale Veränderungen zu halten. Hinsichtlich des mutmasslichen pathologischen Charakters der Varikositäten, von dem einige Autoren schrieben, habe ich desgleichen nicht wahrnehmen können, dass ein anormaler Zustand des Tieres vor dem Tode sich irgendwie merklich auf die Menge und den Charakter der Varikositäten geltend machte.

Ich versuchte[1]), die Krabben in destilliertem Wasser in einem geschlossenen Gefäss eine Stunde und länger zu halten, solange sie nicht zugrunde gingen, ich versuchte, die Krabben für eine halbe Stunde und länger in Formalin und Alkohol einzutauchen, versuchte sie durch Überhitzung zu töten, zu welchem Zweck ich sie im Thermostaten bei einer Temperatur von 40—42° C. unterbrachte, unterwarf die Tiere heftigen Erschütterungen, wobei in allen Fällen das Bild des varikösen Zustandes stets dasselbe war. An einigen Fasern waren mehr Varikositäten, an anderen weniger vorhanden, doch variierten diese Unterschiede stets in denselben Grenzen, wie bei normalen Krabben. Ich unterliess es nicht, auch die Nervenfasern von Krabben zu färben, die vor kurzer Zeit im Aquarium zugrunde gegangen waren. Das Resultat war auch hier das nämliche: das mikroskopische Bild unterschied sich auch in diesen Fällen nicht von denjenigen im normalen Zustande.

Dasselbe konnte ich auch hinsichtlich der Rochen feststellen. Ich hatte Gelegenheit, Rochen zu untersuchen, die bereits zugrunde gegangen waren, die noch in der Agonie sich befanden,

[1]) Selbstverständlich war die Anordnung dieser Versuche eine sehr primitive, da dieselben ohne jegliche physiologische Hilfsmittel ausgeführt wurden.

und die vollkommen lebend seziert wurden und während des Ausschneidens des Rückenmarks zugrunde gingen. Ich untersuchte Rochen, die mit Haken und in Netzen gefangen waren; ich hatte Exemplare zur Verfügung, die soeben vom Meere gebracht worden waren und solche, die die Nacht über in recht primitiven Fischkasten gehalten worden waren, d. h. in einem relativ kleinen Kasten, der im Meere verankert wurde. In allen diesen Fällen war die Zahl der Varikositäten nicht grösser als unter gewöhnlichen Verhältnissen.

Diese Beobachtungen veranlassen mich, im Zusammenhang mit den widersprechenden Resultaten der experimentellen Untersuchungen anderer Forscher anzunehmen, dass der variköse Zustand der Dendriten sowie der Nervenfortsätze weder eine postmortale noch eine pathologische Erscheinung darstellt. Würde die Nervenzelle tatsächlich auf Reize aller Art oder auf Veränderungen der umgebenden Bedingungen damit reagieren, dass an ihren Fortsätzen eine grössere Zahl von Varikositäten entständen, so glaube ich nicht, dass bei den verschiedenen Bedingungen meiner Versuche die mikroskopischen Bilder dermassen einander ähnlich sein könnten, wie sie es tatsächlich waren. Die experimentellen Bedingungen, in welche wir das Tier vor dem Tode bringen, sind natürlich äusserst geringwertig im Vergleich zu den Reizen, welche das Tier beim Töten desselben und besonders beim Herausschneiden der Nervenfasern selber erleidet. Möglicherweise entstehen die Varikositäten einfach als eine Reaktion der Neurone auf diesen in der Tat heftigen Reiz. Wäre das der Fall, so müssten sämtliche Nervenelemente, die hinsichtlich der Durchschneidung unter gleichen Bedingungen sind, auf dieselbe in gleichem Maße reagieren. In einem und demselben Nervenstamm der Krabbe, in dem alle Fasern in gleicher Weise durchschnitten sind, werden jedoch Fasern angetroffen, die fast keine Varikositäten aufweisen und solche, die mit denselben dicht besetzt sind. Desgleichen zeigen auch die Dendriten der Zellen, die in betreff der Reizung bei der Durchschneidung unter mehr oder weniger gleichen Bedingungen sich befinden, dennoch nicht den gleichen Grad des varikösen Zustandes.

Bedeutungsvoll ist auch der Umstand, dass sogar die verschiedenen Fortsätze einer Zelle nicht den gleichen varikösen Zustand aufweisen; einige Fortsätze haben mehr Varikositäten,

andere weniger. Sogar ein und derselbe Fortsatz ist auf der ganzen Strecke seines Verlaufes nicht in gleichem Maße varikös. Auf einem Teil der Strecke sind die Varikositäten dichter beieinander gelagert, auf einem anderen weniger dicht oder fehlen sogar vollständig; ein Teil der Verdickungen ist grösser, der andere kleiner, wobei die grossen neben kleinen angetroffen werden, z. B. eine grössere neben mehreren kleineren, oder aber zwischen mehreren grösseren eine kleine. Fortsätze, die der Varikositäten vollkommen entbehren, werden recht selten angetroffen.

Die angeführten Befunde sprechen meiner Ansicht nach zugunsten des Umstandes, dass die varikösen Verdickungen in demselben Maße konstante, wenn auch unter verschiedenen Bedingungen variable morphologische Elemente, wie die Endscheiben, -plättchen und -verdickungen aller Art in den peripherischen Endapparaten sind.

Das Studium des feineren Baues der varikösen Anschwellungen erweist noch weiter die Ähnlichkeit derselben mit den Endplättchen und zeugt von ihrer morphologischen und physiologischen Bedeutung.

Auf Präparaten, die in gelungener Weise in Methylenblau gefärbt sind, ist zu erkennen, dass die varikösen Anschwellungen nicht in allen Fällen den gleichen Bau haben und sich sogar ihrer Form nach scharf voneinander unterscheiden können. In einigen Fällen haben sie eine regelmässig ovale oder Eiform, in anderen Fällen sind sie birnförmig, in anderen unregelmässig bisquitförmig, wieder in anderen gestreckt zylindrisch mit abgerundeten Enden usw. Verhältnismässig selten sind die varikösen Verdickungen flach oder komprimiert, am häufigsten sind sie ausgebaucht oder blasenförmig, wovon man sich leicht beim Drehen der Mikrometerschraube überzeugen kann. Oberflächlich sind sie gewöhnlich von einem körnigen Niederschlag bedeckt, der bisweilen sich intensiv in Methylenblau tingiert. In einigen Fällen ist er entweder bei der Fixierung längs der Anschwellung durchrissen wie auf Fig. 10, Taf. XXI, oder aber es bleiben von ihm nur kleine Fetzen und Stricke nach, die sich stellenweise an den Rändern der Verdickung anhäufen. Die Fibrillen können nur in denjenigen Anschwellungen gut verfolgt werden, an denen der oberflächliche Niederschlag entweder zerrissen oder nicht gefärbt ist und in

denen die interfibrilläre Substanz entweder vollkommen farblos geblieben ist oder einen schwach blauen Farbenton angenommen hat.

Das Verhalten der Fibrillen zu der interfibrillären Substanz ist in den verschiedenen Verdickungen verschieden, wobei zwei Typen festgestellt werden können, die miteinander durch Übergangsformen verbunden sind.

1. Der Achsenzylinder verläuft durch die Verdickung fast ohne Änderung seines Kalibers und ohne in Fibrillen zu zerfallen hindurch. In diesem Falle ist die Verdickung nur durch die interfibrilläre Substanz gebildet, welche sich hier in grösserer Menge anhäuft (Fig. 1, 2, Taf. XXI).
2. Der Achsenzylinder zerfällt beim Eintritt in die Verdickung fächerförmig in Fibrillen, welche sich am entgegengesetzten Ende derselben von neuem zusammenfügen und einen Achsenzylinder von demselben Durchmesser wie an der Eintrittsstelle in die Verdickung oder von etwas grösserem oder geringerem bilden. In der varikösen Verdickung erscheint somit ein bald mehr bald weniger dichtes Fibrillennetz. Die Fäden dieses Netzes sind entweder ungefähr von gleicher Dicke oder aber einige von ihnen sind dicker, andere dünner. Sie verlaufen entweder mehr oder weniger regelmässig von einem Ende der Verdickung zum anderen, oder aber sie winden sich, durchflechten sich in der Verdickung, infolgedessen das Netz in der Verdickung gleichsam mehr zusammengedreht erscheint. (Fig. 3—12, Taf. XXI.)

Ungeachtet dessen, dass das Netz, wie es die beigegebenen Zeichnungen dartun, auf vielen Präparaten hinreichend deutlich hervortritt, so ist die Frage dennoch schwer zu entscheiden, ob hier Anastomosen zwischen den Fibrillen vorhanden sind und infolgedessen eine Vergrösserung der Zahl derselben oder ob dieselben bloss aufgelockert sind und einander anliegen ohne dass ihre Zahl zugenommen hat. In vielen Fällen ist es deutlich zu erkennen, dass sich die Fibrillen beim Eintritt in die Verdickung gabelförmig verzweigen, oder dass sich von einer Fibrille seitwärts eine andere absondert. Beim Drehen der Mikrometerschraube ist es nicht zu erkennen, dass an diesen Stellen ein Auseinanderweichen der Fibrillen stattfindet. In Anbetracht der grossen Feinheit dieser Gebilde ist jedoch eine grosse Vorsicht erforderlich.

Hier kann nur von einer inneren Überzeugung oder einem persönlichen Eindruck die Rede sein, während eine strikte Behauptung unmöglich ist. Ich habe den Eindruck gewonnen, dass die Fibrillen beim Eintritt in die Verdickung sich tatsächlich verzweigen und sich nicht einfach auflockern. Indem ich die Möglichkeit von Irrtümern durchaus zugeben muss, da auch bei einer Auflockerung der Fibrillen eine Zunahme der Zahl der Fibrillen vorgetäuscht werden kann, so habe ich dennoch aus allen angeführten mikroskopischen Bildern die Überzeugung gewonnen, dass die Fibrillenzahl in den Verdickungen zunimmt, und dass hier dieselben Netze vorliegen, wie in den peripherischen Endverdickungen, Scheiben und Plättchen, wo unzweifelhaft Anastomosen zwischen den Fibrillen vorhanden sind und wo die Zahl derselben infolgedessen beträchtlich zunimmt.

Derart sind die beiden äussersten Typen des Baues der varikösen Verdickungen.

Zwischen denselben sind Übergangsformen vorhanden. Auf Fig. 12 u. 13 (Taf. XXI) ist z. B. wahrnehmbar, dass der Achsenzylinder auf seinem Verlauf durch die Verdickung einige Seitenästchen oder -schlingen abgibt. Auf Fig. 15 (Taf. XXI) ist bereits eine grössere Zahl derartiger Schlingen vorhanden, so dass ein Teil der Fibrillen ein Netz bildet, während in der Mitte ein ansehnliches Fibrillenbündel, das unverändert durch die Verdickung hindurchgeht, erhalten bleibt. Das Netz kann sogar sehr dicht sein, während in der Mitte der Verdickung dennoch ein mehr oder weniger erkennbares Fibrillenbündel nachbleibt, welches unverändert durch die Verdickung verläuft.

Es wird hierbei der Eindruck gewonnen, als könne sich die oben beschriebene zweite Form des Baues der Verdickungen aus der ersten bilden durch allmähliche Abspaltung einzelner Fibrillen oder feiner Fibrillenbündel vom Achsenzylinder, infolgedessen ein Netz entsteht, dessen Maschen in der Längsachse der Verdickung gestreckt sind. Fig. 13—16 (Taf. XXI) können mit einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit als allmähliche Bildungsstadien von Verdickungen mit netzförmiger Anordnung der Fibrillen aus varikösen Verdickungen, die durch Ansammlung von perifibrillärer Substanz entstanden sind, angesehen werden.

Recht häufig fand ich in der perifibrillären Substanz, welche die Verdickung anfüllte, eine oder zwei Vakuolen von verschiedener

Grösse, die am häufigsten an der Oberfläche der Verdickung gelegen waren (Fig. 17, Taf. XXI). Im Gegensatz zu der Ansicht von Legendre (35), welcher diesen Vakuolen bei der Bildung der varikösen Verdickungen eine grosse Rolle zuschreibt, habe ich keinen Zusammenhang zwischen den Vakuolen und der Entstehung des oben beschriebenen Fibrillennetzes wahrnehmen können. Diese Vakuolen werden gleich häufig in den Varikositäten sowohl der ersten als auch der zweiten Art angetroffen; die oben beschriebene Absonderung der Fibrillen voneinander zwecks Bildung des Netzes erfolgt, soviel ich habe wahrnehmen können, ohne jegliche Beteiligung dieser Vakuolen.

In betreff der Bedeutung der varikösen Verdickungen scheint es mir, dass der feinere Bau derselben sowie die Anordnung der Fibrillen nicht zugunsten der von verschiedenen Forschern entwickelten Lehre von der Kontraktilität des Protoplasmas der Nervenzellen und der Plastizität der Neurone überhaupt spricht, sondern vielmehr auf eine tiefere morphologische und physiologische Bedeutung derselben hinweist. In der funktionellen Tätigkeit der Neurone spielen diese in den Verlauf der Dendriten und Neuriten eingeschobenen fibrillären Apparate möglicherweise keine geringere Rolle als die ihrem Bau nach ihnen gleichkommenden Scheiben, Plättchen und Verbreiterungen in den peripherischen Nervenendigungen.

Ich spreche an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. A. S. Dogiel, sowohl dafür aus, dass er meine Aufmerksamkeit auf diese Frage gelenkt hat als auch für seine wertvollen Hinweise und Ratschläge, die er mir im Verlauf der ganzen Arbeit zu teil werden liess. Ich halte es ausserdem für eine angenehme Pflicht, der Physiko-mathematischen Fakultät der Kaiserlichen Universität St. Petersburg sowie der Kaiserlichen Naturforscher-Gesellschaft in St. Petersburg meinen Dank auszusprechen für die Gewährung von Mitteln zu einer Reise an das Schwarze Meer.

Literaturverzeichnis.

1. Allen, Edg. J.: Studies on the Nervous System of Crustacea. Quarterly Journal of microscop. science, Vol. 36, Part. 4, 1894, I, II u. III With Plates 35—38. 1894.
2. Azoulay: Psychologie histologique et texture du système nerveux. Année psychologique 1898, ref. nach van Gehuchten. 1895.
3. Athias, M.: Anatomia da cellula nervosa. Trabalho do laboratorio de histologia e physiologia de escola medicocirurgica de Lisboa 1905.
4. Barratt, W.: On the anatomical structure of the Vagus nerve. Proc. physiol. Soc. London, 12. Febr. 1898. Journal Physiol., Vol. 22, Nr. 5, pag. 42. Journal Anat. and Physiol., London, Vol. 32 (N. S, Vol. 12), P. 3, April, pag 422.
5. Bartels, M.: Über Primitivfibrillen in den Achsenzylindern des N. opticus und über die Wirkung variköser Achsenzylinder. Arch. Augenheilkunde, Bd. 59, 1908. Ref. nach Ref. in Neurol. Centralbl, Jahrg. 27, 1908, Nr. 22.
6. Bethe, Al.: Das Centralnervensystem von Carcinus maenas. Ein anatomisch-physiologischer Versuch. II. Teil (3. Mitteilung). Arch. f. mikr. Anat., Bd. 51, 1898.
7. Boeke, J.: Die Innervierung der Muskelsegmente des Amphioxus etc. Anat. Anz., Bd. 33, Nr. 11 und 12. 1908.
8. Derselbe: De vorm der motorische zenuweindigingen bij de hoogere vertebraten en den mensch. Handelingen XII Ned. Nat. en Gen Congres Utrecht, April 1909.
9. Derselbe: Over vorm en ontwikkeling van de motorische endplatten bij de hoogere vertebraten. Verslag. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam, April 1909.
10. Derselbe: Die motorische Endplatte bei den höheren Vertebraten, ihre Entwicklung, Form und Zusammenhang mit der Muskelfaser. Anat. Anz., Bd. XXXV, Nr. 8—10, 28. Oktober 1909.
11. Botezat, E.: Die Nervenendapparate in den Mundteilen der Vögel und die einheitliche Endigungsweise der peripheren Nerven bei den Wirbeltieren. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 84, H. 2, 1906.
12. Derselbe: Die fibrilläre Struktur von Nervenendapparaten in Hautgebilden. Anat. Anz., Bd. 30, Nr. 13, 14, S. 321—344, 7 Fig., 1907.
13. Carini, F.: Le modificazioni strutturali delle cellule nervose del midollo spinale nella cocainizzazione alla Bier. Il Policlinico (Suppl.), A. 7., 1900, T. 8, pag. 225—227. Ref. n. Schwalbes Jahresberichte.
14. Demoor, J.: La plasticité morphologique des neurones cérébraux. Arch. de biologie XIV, Fasc. 4, pag. 723—752, mit 12 Fig. im Text.
15. Derselbe: La signification de l'état moniliforme des neurones cérébraux. Journ. Physiol. Cambridge, Vol. 23, Suppl., Proc. of the fourth. internat. physiolog. Congr. held at Cambridge, England, August 23—26, 1898. Le mécanisme et la signification de l'état moniliforme des neurones. Inst. Solvay. Travaux de laboratoire, publiés par P. Héger, 1898, T. II, Fasc. 1, 46 S., 2 Taf.

16. Dogiel, A. S.: Über das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vögel und Säugetiere. Anat. Anzeiger Nr. 4 u. 5, 1888.
17. Derselbe: Über die nervösen Elemente in der Netzhaut der Amphibien und Vögel. Anat. Anz. Nr. 11 und 12, 1888.
18. Derselbe: Über die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 38, 1891.
19. Derselbe: Kwoprosu o stroenii nerwnich kletok i otnoschenii osewozilindritscheskawo ich otrostka k protoplasmatitscheskim. Iswestia Imp. Tomskawo Iniwersiteta sa 1892 god. (Zur Frage über den Bau der Nervenzellen usw.)
20. Derselbe: Über die Nervenendigungen in den Grandryschen und Herbstschen Körperchen. Anat. Anz., Bd. XXV, 1904.
21. Derselbe: Zur Frage über den fibrillären Bau der Sehnenspindeln. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 67, 1906.
22. Duval, Mathias: Hypothèses sur la physiologie des centres nerveux: théorie histologique du sommeil. Comptes rendus de la Soc. de Biol., 2 Févr. 1895, pag. 74—77.
23. Derselbe: Les neurones. L'amiboisme nerveux. La théorie histologique du sommeil. Rev. de l'École d'anthropol. de Paris, No. 2, pag. 37—71, av. 6 Fig. La tribune méd. No. 22—25, 1901. Ref. nach van Gehuchten.
24. Guerrini, G.: Action de la fatigue sur la fine structure des cellules nerveuses de la moelle épinière. Arch. ital. Biol., Vol. 37, Fasc. 2, 1902, pag. 247—251. Ref. nach Schwalbes Jahresberichte.
25. Havet, J.: L'état moniliforme des neurones chez les invertébrés avec quelques remarques sur les vertébrés. La Cellule, T. 16, Fasc. 1, S. 37—46a, 2 Pl.
26. Derselbe: Structure du système nerveux des Annélides. Nephelis, Clepsine, Hirudo, Lumbriculus, Lumbricus. (Methode de Golgi.) La Cellule, T. 16, Fasc. 1, pag. 65—137, av. 7 Pl., 1900.
27. Héger: Les changements produits dans les neurones cérébraux par les excitations. Journ. Physiol. Cambridge, Vol. 23, Suppl. S. 9. Proc. of the fourth internat. physiol. Congr. held at Cambridge, England, August 23—26, 1898. Journ. Neurol., Vol. 23, Suppl S. 9—10. Referat nach Schwalbes Jahresberichte.
28. Iwanow, J.: Über die Bedingungen des Erscheinens und die Bedeutung der Varikosität der Protoplasmafortsätze der motorischen Zellen der Hirnrinde. (Vorläuf. Mitteil., mitgeteilt in der Biol. Ges. der Warschauer Univ., 8. Nov. 1900.) Ref. nach Neurol. Zentralbl., Jahrg. 20, Nr. 15, S. 701—707, 1900.
29. Kleefeld, A.: De l'action de l'alcool sur les neurones. Journ. Physiol. et Pathol. gén., T. 3, No. 4, pag. 563—572, av. 6 Fig.
30. Kolmer, W.: Zur Kenntnis des Verhaltens der Neurofibrillen an der Peripherie, mit 2 Taf. Anat. Anz., Bd. 27, Nr. 16 17, 1905, S. 416–425,
31. Lapinsky, M.: Über Degeneration und Regeneration peripherer Nerven. mit 1 Taf. Virchows Arch., Bd. 181, H. 3, S. 452—508, 1905.

32. Lapinsky, M.: Über die Gefässinnervation der Hundepfote. Mit 1 Tafel. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 65. H. 3, 1905.

33. Lefébure, M.: Innervations des poils chez l'homme. 9 Figuren. Bibliogr. anat., T. 18, Fasc. 3, 1908, pag. 142—159.

34. Derselbe: Les terminaisons nerveuses dans la peau du sein en dehors du mamelon. Journal de l'Anatomie et de la physiologie, 1909.

35. Legendre, R.: Varicosités des dendrites étudiées par les méthodes neurofibrillaires. Compt. rend. Soc. biol. Paris, T. 62, 1907, No. 6, pag. 257—259.

36. Lépine: Sur un cas d'hystérie à forme particulière. Revue de médecine, pag. 713, 1894.

37. Lugaro: Nuovi dati et nuovi problemi nella patologia della celula nervosa. Rivista di patologia nervosa e mentale, Vol. I, 1896.

38. Derselbe: Sulle modificazioni morfologiche funcionali dei dendriti delle cellule nervose. Rivista di patologia nervosa e mentale, Aoôt, 1898.

39. Monti, R.: Sur les altérations du système nerveux dans l'inanition. Archives italiennes de Biologie, 1895, pag. 347.

40. Derselbe: Sur l'anatomie pathologique des éléments nerveux dans le processus provenant d'embolisme cérébral. Archives italiennes de Biologie, 1895.

41. Derselbe: Contributions à l'histologie de la cellule nerveuse. Arch. ital. Biol., T. 29, Fasc. 2, pag. 307—314, 1898. Ref. nach Schwalbes Jahresberichte.

42. Narbut: Zur histologischen Theorie des Schlafes. Wissenschaftl. Vers. d. Ärzte der St. Petersburger Klinik für Nerven- und Geisteskranke, Sitzung v. 22. April 1899.

43. Derselbe: Über den Zustand der Dendriten in der Grosshirnrinde während des natürlichen Schlafes. Wiss. Vers. d. Ärzte d. St. Petersb. Klin. f. Nerv.- u. Geisteskr., Ref. n. Ref. i. Neurol. Zentralbl., Jahrg. 20, Nr. 23, S. 1126—1127, 1901. Über die Veränderungen der Hirnrinde während des natürlichen Schlafes. Psych. Obosrenie 1901, Nr. 1. Zur Frage nach der histologischen Theorie des Schlafes. Psych. Obosrenie Nr. 3, 1902.

44. Nemiloff, Anton: Einige Beobachtungen über den Bau des Nervengewebes bei Ganoiden und Knochenfischen. Teil II: Der Bau der Nervenfasern. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 72, 1908.

45. Odier, R.: Recherches experimentales sur les mouvements de la cellule nerveuses de la moelle épinière. Rev. méd. suisse rom., T. 18, No. 2, pag. 59—79, No. 3, pag. 143—152, av. 4 pl. et 3 fig. Ref. nach Ref. im Neurol. Zentralbl., Jahrg. 17, Nr. 14, S. 647, 1898.

46. Derselbe: La Rachicocainisation, recherches experimentales sur l'amoeboisme des cellules neurales, centrales et périphérique, sous l'influence de la cocaine, de curare, de la strychnine et des courants induits. Avec 40 Figures. Genève. Librairie Henry Kündig, 1903.

47. Peeters: Préparations microscopiques de cerveaux d'aliénés. Bulletin de l'Académie royale de médecine de Belgique, 1898, No. 1.

48. Pirelli: Sur l'anatomie pathologique des éléments nerveux dans l'empoisonnement aigu par le sublimé. Archives italiennes de Biologie, T. XXVI, Fasc. II, 1896, pag. 230.
49. Querton, L.: Le sommeil hibernal et les modifications des neurones cérébraux. Institut Solvay, Travaux de laboratoire, publiés par P. Héger, 1898, T. II, Fasc. 1, 58 S., 4 Taf.
50. Rabl-Rückhard: Sind die Ganglienzellen amöboid? Neurol. Zentralblatt Nr. 7, 1890.
51. Ramón y Cajál, S.: Contribucion al estudio de la estructura de los placas motrices. Trabajos del Lab. de Invest. biol. de Madrid, T. 3, 1904.
52. Renaut: Sur les cellules nerveuses multipolaire et la theorie de neurone de Waldeyer. Bull. de l'Acad. de méd., Paris, 1895.
53. Reuss, F. W.: Über Brauchbarkeit der Golgischen Methode in der Physiologie und Pathologie der Nervenzelle. Magyar sevosi Archiv, Bd. 3, 1902. Ref. u. Ref. im Neurol. Zentralbl., Jahrg. 22, Nr. 1, 1903, S. 17—18.
54. Rybakow: Zur Pathologie der Nervenzellen und ihrer Fortsätze. Ges. d. Neurol. u. Irrenärzte zu Moskau. Sitz. v. 9. Oktober 1898. Ref. u. Ref. im Neurol. Zentralbl., Jahrg. 18, Nr. 3, pag. 139—140.
55. Sacerdotti et Ottolenghi: Sur les altérations des éléments nerveux dans la dyserasie urémique expérimentale. Arch. ital. de Biologie, 1897, T. XXVII, Fasc. I, pag. 36, 1897.
56. Scagliosi, G.: Über die Gehirnerschütterung und die daraus im Gehirn und Rückenmark hervorgerufenen Veränderungen. Experiment. Untersuchung. Virchows Arch., Bd. 152, H. 3. S. 487—525, mit 1 Taf., 1898.
57. Soukhanow: La théorie des neurones en rapport avec l'explication de quelques états psychiques normaux et pathologiques. Arch. de Neurol., Vol. 3, No. 17—18, pag. 15—28, 1897.
58. Derselbe: L'anatomie pathologique de la cellule nerveuse en rapport avec l'atrophie variqueuse des dendrites de l'écorce cérébrale. La Cellule, T. 14, Fasc. 2, pag. 397—417, av. 4 Fig.
59. Derselbe: Contributions à l'étude des modifications que subissent les prolongements dendritiques des cellules nerveuses sous l'influence des narcotiques. La Cellule, T. 14, Fasc. 2, pag. 385—395, av. 1 Fig.
60. Derselbe: Sur l'état variqueux des dendrites corticales. Arch. Neurol., Vol. 9, No. 52, pag. 273—289.
61. Stefanowska, M.: Les appendices piriformes des dendrites cérébraux et leurs différents états physiologiques. Institut Solvay. Trav. de laborat., Fasc. 3, pag. 1—58, avec 1 Pl. Ann. Soc. Sc. méd. nat. Bruxelles, T. 6, Fasc. 2, 3, pag. 351—407. (Extr. par l'aut: Sur le mode d'articulation entre les neurones cérébraux. C. R. Soc. Biol. Paris, T. 4, No. 35, p. 969—970,) 1897.
62. Derselbe: Sur les appendices piriformes des cellules nerveuses cérébrales. Arch. ital. Biol., T. 36, Fasc. 1, pag. 90, 1901.
63. Tello, F.: Terminaciones sensitivas en los pelos y otros órganos. 10 Fig. Trab. lab. de invest. biol. Univ. Madrid, T. 4, Fasc. 1/2, 1905, pag. 49—77.

64. Derselbe: Terminaciones en los musculos estriados. Trabajos del Lab. de Invest. biol. de la Univ. de Madrid, T. 4, 1905.
65. Derselbe: Dégénération et régénération des plaques motrices après la section des nerfs. Ibid., T. 5, 1907.
66. Derselbe: La régénération dans les fuseaux de Kühne. Ibid., T. 5, 1908.
67. Tuckett, J. L.: On the structure and degeneration of non-medullated nerve tissues. Physiol. Labor. Cambridge. Journ. of Physiol., XIX, No. 4, pag. 267—311, mit 4 Taf., 1896.
68. Weil and Frank: On the evidence of the Golgimethods for the theory of neuron retraction. Arch. Neurol. and Psych., Vol. 2, No. 3/4, 1899.
69. Wiedersheim: Bewegungserscheinungen im Gehirn von Leptodora hyalina. Anat. Anz., Bd. V, 1890.
70. Vincenzi: Sur les fines altérations morphologiques des cellules nerveuses. Archives italiennes de Biologie 1897. T. XXVII, Fasc. I, pag. 160.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI.

Sämtliche Figuren sind vermittels des Zeichenapparates von Zeiss bei Zeiss homog. Immers. 1/12. Kompens.-Ok. 4. ausgeführt worden.

Fig. 1. Variköse Verdickung nur von der interfibrillären Substanz gebildet. Rückenmark von Raja clavata
Fig. 2 Variköse Verdickung nur von der interfibrillären Substanz gebildet. Der Achsenzylinder wird nach dem Eintritt in die Verdickung etwas breiter. Rückenmark von Raja clavata.
Fig. 3. Variköse Verdickungen, in welchen der Achsenzylinder in ein Fibrillennetz zerfällt. Rückenmark der Katze.
Fig. 4. Fibrillennetz in den varikösen Verdickungen. Bauchmark von Carcinus maenas.
Fig. 5. Variköse Verdickung, in welcher der Achsenzylinder in ein Fibrillennetz zerfällt. Rückenmark von Raja clavata.
Fig. 6 Fibrillennetz in einer varikösen Verdickung. Die Netzfasern sind verschieden dick. Rückenmark von Raja clavata.
Fig 7. Fibrillärer Bau der varikösen Verdickungen. Rückenmark der Katze.
Fig. 8. Variköse Verdickung, in welcher der Achsenzylinder in ein Fibrillennetz zerfällt. Bauchmark von Carcinus maenas.
Fig. 9. Variköse Verdickungen mit sichtbarem Fibrillennetz. Rückenmark einer Katze.
Fig. 10. Fibrillennetz in einer varikösen Verdickung. Am Rande derselben ist der oberflächliche, während der Fixierung zerrissene Niederschlag sichtbar. Rückenmark von Raja clavata.
Fig 11. Fibrillen in varikösen Verdickungen. Bauchmark von Carcinus maenas.
Fig. 12. Variköse Verdickung, in welcher vom Achsenzylinder einige seitliche Fibrillenschlingen sich absondern. Rückenmark von Raja clavata.

Fig. 13. Variköse Verdickung, in welcher vom Achsenzylinder eine beträchtliche Anzahl von Fibrillenschlingen sich ablöst. Rückenmark von Raja clavata.

Fig. 14. Variköse Verdickung mit einem recht dichten Fibrillennetz; in der Mitte derselben ist ein Fibrillenbündel nachgeblieben, das unverändert durch die Verdickung hindurchzieht. Rückenmark von Raja clavata.

Fig. 15. Fibrillennetz in varikösen Verdickungen, welches sich vom Achsenzylinder ablöst. Auf einer Seite der Verdickung ist der mit Methylenblau tingierte körnige Niederschlag sichtbar. Rückenmark von Raja clavata.

Fig. 16. Variköse Verdickung mit einem sehr dichten Fibrillennetz, inmitten dessen der Achsenzylinder verläuft. Rückenmark von Raja clavata.

Fig. 17. Vakuolen in den varikösen Verdickungen. Bauchstrang von Carcinus maenas.

Nachträgliche Bemerkungen

zu meiner Abhandlung: „Die Verbreitung und Anordnung des elastischen Gewebes in den einzelnen Wandschichten des Dünndarms der Haussäugetiere".

Von

Dr. **A. Trautmann.**

Nachdem mein Artikel über „Die Verbreitung und Anordnung des elastischen Gewebes in den einzelnen Wandschichten des Dünndarms der Haussäugetiere" im 74. Band des Archivs für mikroskopische Anatomie erschienen war, wurde mir von meinem Chef, Herrn Geheimen Rat Prof. Dr. Ellenberger, die Mitteilung gemacht, dass meine Abhandlung insofern der Vollständigkeit entbehre, als eine von Herrn Prof. Dr. Spalteholz in gleicher Richtung an der Dünndarmschleimhaut des Hundes vorgenommene und im Archiv für Anatomie und Physiologie veröffentlichte[1]) Untersuchung von mir unberücksichtigt geblieben sei. Da zu meinem grössten Bedauern von mir die Spalteholzsche Arbeit unbegreiflicherweise beim Studium der einschlägigen Literatur übersehen worden ist, so halte ich es für meine Pflicht, sowohl aus Gründen der Gerechtigkeit, wie der Vollständigkeit meines Artikels halber, meine früheren Ausführungen dadurch zu ergänzen, dass ich im folgenden die Ergebnisse der Spalteholzschen Arbeit anführe, soweit diese mit meinen angestellten Untersuchungen dieselbe Materie behandeln wie meine Untersuchungen, und sie mit den von mir erlangten Resultaten kurz in Vergleich stelle. Ich tue dies um so lieber, als mir durch persönliche Korrespondenz mit Herrn Prof. Dr. Spalteholz in Aussicht gestellt wurde, bei Gelegenheit in seine damals angewandte und später weiter ausgebaute Technik bezüglich Darstellung des elastischen Gewebes Einblick nehmen zu dürfen.

Die Untersuchungen von Spalteholz behandeln neben anderen Fragen den Aufbau des elastischen Gewebes im Dünndarm

[1]) Spalteholz: Das Bindegewebsgerüst der Dünndarmschleimhaut des Hundes. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abteilg. 1897 (Supplementband), S. 373.

lediglich beim Hunde, während von mir ausser diesem Tiere noch eine Reihe anderer Tiere in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen wurden. Es erübrigt sich natürlich, auf die Ergebnisse, die ich bei anderen Tieren hatte, hier näher einzugehen. Beim Studium der Spalteholzschen Arbeit habe ich mit Genugtuung und Befriedigung wahrnehmen können, dass sich unsere Resultate trotz der Verschiedenheit der angewendeten Technik und vollständiger Unabhängigkeit voneinander im grossen und ganzen decken, was schon beim Vergleich mit den klaren und übersichtlichen Abbildungen von Spalteholz hervorgeht.

In den Zotten der Dünndarmschleimhaut stellte Spalteholz gleich mir eine bedeutend reichlichere elastische Substanz im Basalteile fest als in der Spitze. Nach letzterer zu nehmen die elastischen Fasern sowohl an Zahl wie Stärke ab. Die Fasern verlaufen besonders in der Längsrichtung der Zotten, indem sie sich geschlossen den in der Zotte befindlichen Muskeln anlegen, aber auch in der Wand der Blutgefässe und entlang dem Zentralkanale verlaufen, wobei sie bis etwa zur halben Höhe der Zotte deutliche weitmaschige elastische Netze bilden. Ein öfteres Abbiegen der elastischen Fasern von der Längsrichtung nach der Peripherie der Zotten zu kommt öfter vor. Nach nochmaliger Durchmusterung meiner Präparate möchte ich ergänzend zu meiner Arbeit den Befund Spalteholzs erwähnen, dass das elastische Gewebe in den Zotten zum Teil den Blutgefässen zuzurechnen ist und da, wo diese sich befinden, deutlicher zutage tritt. Die in und neben der Membrana propria verlaufenden elastischen Fasern scheinen meiner Ansicht nach keine Verbindungen untereinander einzugehen. Die von Spalteholz in der Spitze der Zotte beobachtete „feine Körnelung und perlschnurartige Form" der elastischen Fasern ist in meinen Präparaten nicht zutage getreten.

Um die Darmeigendrüsen fand Spalteholz ein von deren Fundus bis zur Mündung reichendes gleichmässiges, zierliches Maschenwerk, dessen Fasern in den verschiedensten Richtungen verlaufen. Mir ist es immer so erschienen, als ob am Fundus der Darmeigendrüsen die elastische Substanz reichlicher vorhanden wäre als weiter mündungsseitig. Im übrigen stimmen auch hierin unsere Befunde überein.

Die Art und Weise der Anordnung des elastischen Gewebes in den Schichten vom Fundus der Darmeigendrüsen

bis zum lumenseitigen Teile der Submucosa, also in dem Stratum granulosum, Stratum compactum (s. fibrosum) und Stratum musculare mucosae, schildert gleich mir Spalteholz in der Weise, dass alle elastischen Fasern in diesen Schichten auf das innigste mit denen der Drüsenschicht zusammenhängen. Die elastischen Fasern bilden nach Spalteholz „im Stratum fibrosum mehr gitterförmige Netze, deren Fasern mehr in der Längsrichtung verlaufen, im Stratum granulosum ein engeres Netz feinerer Fasern ohne deutlich ausgesprochene Längsrichtung". Dass ich das gleiche Verhalten konstatiert habe, geht aus meiner Abbildung (Fig. 1, Taf. VIII) und aus dem Texte meines Artikels hervor.

Über den Gehalt der Submucosa mit den im Anfang des Dünndarmes sitzenden Duodenaldrüsen, der drei Schichten der Tunica muscularis und endlich der Serosa an elastischem Gewebe hat Spalteholz keine Angaben gemacht.

Mit der Anführung dieser Punkte, die zur Ergänzung bezw. zum Vergleich mit meiner Arbeit notwendig waren, halte ich die Aufgabe dieses Nachtrages für erledigt.

Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin.

Durch experimentelle Eingriffe hervorgerufene überzählige Extremitäten bei Amphibien.

Von

Eugen Lissitzky aus Charkow.

Hierzu Tafel XXII—XXIV und 3 Textfiguren.

Einleitung.

Das Vorkommen von überzähligen Extremitäten hat man bei Amphibien, die im Freien leben, schon lange beobachtet; eine gründlichere Bearbeitung dieser Frage begann jedoch erst in letzter Zeit, hauptsächlich infolge der Experimente, bei denen man Superregenerationen erhalten hat.

An die Experimente von Barfurth und Piana (1894), die an den Extremitäten der Amphibien überzählige Finger und Zehen künstlich hervorgerufen haben, schliessen sich zahlreiche andere Beobachtungen und experimentelle Forschungen an. Unter ihnen sind namentlich die Experimente von Tornier (1906) von hohem Interesse. Der Autor hat die Anlagen der hinteren Extremitäten der Kaulquappen von Pelobates fuscus zu der Zeit, als sie die Form von kegelförmigen Knospen hatten, zerschnitten und als Resultat dieser Operationen überzählige Extremitäten mit verdoppelten Becken erhalten.

Alle bis jetzt ausgeführten Untersuchungen sowohl von den Fällen, denen man in der Natur begegnet ist, als auch von denen, die durch das Experiment gewonnen worden sind, beschränken sich nur auf den anatomischen Bau der überzähligen Extremitäten und berühren ihre histologische Struktur gar nicht. Um diese Lücke auszufüllen, ist eben diese Arbeit in Angriff genommen worden.

Gleich am Anfang der Experimente und bei Ausführung der histologischen Untersuchungen sind mehrere Fragen, hauptsächlich die Histogenese betreffend, entstanden, die bis jetzt infolge

ihrer grossen Kompliziertheit und des Mangels an genügendem Material nicht völlig zu entscheiden waren.

Sie machten während des jetzigen Sommers neue mannigfaltige Experimente erforderlich, die auch von Erfolg begleitet waren. Denn aus ihren Ergebnissen kann man jetzt schon Schlüsse ziehen, zu denen man, nur auf Grund der Untersuchungen des vorigen Jahres, sich nicht hätte entschliessen können.

Indem ich mir die Ergebnisse der histologischen Untersuchungen für später vorbehalte, betrachte ich die hier vorliegende Arbeit wie eine Einführung in die nachfolgende, eingehendere Untersuchung.

Die Arbeit ist im anatomisch-biologischen Institut der Berliner Universität im Lauf des Sommers und Winters 1908 ausgeführt worden, nachdem mir das Thema vom Herrn Direktor des genannten Institutes in Vorschlag gebracht worden war.

Zum Schlusse halte ich es für meine Pflicht, dem Herrn Geheimrat Professor Oskar Hertwig, sowie seinen Assistenten Herren Professor R. Krause und Professor H. Poll für ihre liebenswürdigen Anweisungen bei der Ausführung der Arbeit meinen Dank auszusprechen.

München, Oktober 1909.

Das Material und die Methodik.

Als Material für meine Forschungen diente der Hauptsache nach der Frosch (Rana temporaria und esculenta); bedeutend weniger Experimente habe ich mit Triton (Triton cristatus) angestellt. Bei allen meinen Forschungen habe ich die Tiere benützt, die sich in der freien Natur entwickelt haben.

Bei den Operationen an den Fröschen habe ich diese Tiere gruppenweise genommen, mit den jüngsten, bei denen die Anlagen der hinteren Extremitäten die Gestalt von kegelförmigen Bildungen auf beiden Seiten des Rumpfes hatten, beginnend; bei anderen, etwas älteren und grösseren Tieren begannen diese kurzen Knospen, sich zu Extremitäten auszuziehen; endlich waren auch solche Larven Gegenstand meiner Forschungen, bei denen die Extremitäten eine schon mehr oder weniger hohe Entwicklung erreicht hatten.

Zur ersten Gruppe der Frösche (Rana temporaria), die vom 23. bis 25. Mai operiert worden sind, gehören Tiere bis zu 20 mm Länge mit knospenähnlichen, kegelförmigen Extremitätenanlagen; im übrigen war bei manchen von ihnen, den etwas älteren, ein Grösserwerden der genannten Anlagen bemerkbar.

Bei der histologischen Untersuchung dieser Extremitäten-Anlagen zeigte sich, dass bei den älteren Tieren schon der Anfang der Differenzierung des Oberschenkels vorhanden ist, dass aber das knorpelige Stadium desselben noch nicht eingetreten ist; das Becken war mesenchymatös. Bei den jüngeren Tieren befanden sich die Extremitäten im Stadium einer kegelförmigen, mesenchymatösen Anhäufung von Zellen.

Die zweite Gruppe der gleichalten Tiere wurde am 1. Juni operiert.

Vom 7. bis 10. Juni wurden die Tiere mit schon weiter entwickelten Extremitäten der Operation unterzogen (R. temporaria und esculenta). Bei den jüngsten der operierten Tiere waren die sich verlängernden, knospenartigen Extremitäten-Anlagen 0,75 mm lang bei R. esculenta, und 0,50 mm bei temporaria; die mikroskopische Untersuchung ergibt einen knorpeligen Oberschenkel und den Anfang der Differenzierung des Unterschenkels, und ein mesenchymatöses Becken; von den Tieren selbst waren die ersten 25 mm lang, die zweiten 18—20 mm.

Die älteren Tiere von dieser Serie erreichten 30—32 mm Länge; die Länge der Extremitäten erreichte 1,5 mm (R. temporaria weniger gross, besass Extremitäten von 1—1.2 mm); sie zeichneten sich auch durch einen mehr entwickelten Oberschenkel aus; am Ende der Extremitäten konnte man vier Vorsprünge unterscheiden, die Anlagen der Zehen. Bei der mikroskopischen Untersuchung dieser älteren Tiere finden wir einen knorpeligen Oberschenkel, Tibia und Fibula, die Zehen noch in mesenchymatösem Stadium. Was das Becken betrifft, so beginnt auch hier jetzt das knorpelige Stadium; jetzt kann man die Anlagen des Os ischii und der Ossa ilei unterscheiden. In diesem Stadium ist also schon der Anfang der Differenzierung des Beckens vorhanden, was zur Entscheidung unserer Frage sehr wichtig erscheint. Die folgende Serie (der vierte Versuch), die vom 21. bis 22. Juni operiert worden ist, war aus einer Zahl von noch älteren Tieren ausgewählt (R. esculenta), bei welchen der Ober-

schenkel noch schärfer differenziert ist und die bereits entwickelten Zehen klar vorhanden sind; die Länge der Extremitäten erreicht 2 mm.

Bei diesen Kaulquappen beobachtete man bei der histologischen Untersuchung schon deutlich ausgeprägte Bilder einer Verknorpelung des Oberschenkels; ebenso deutlich sind Tibia und Fibula verknorpelt, ebenso die Pars ischio-pubis und Pars ilei; auch bemerkt man hier die erste Anlage des Acetabulum.

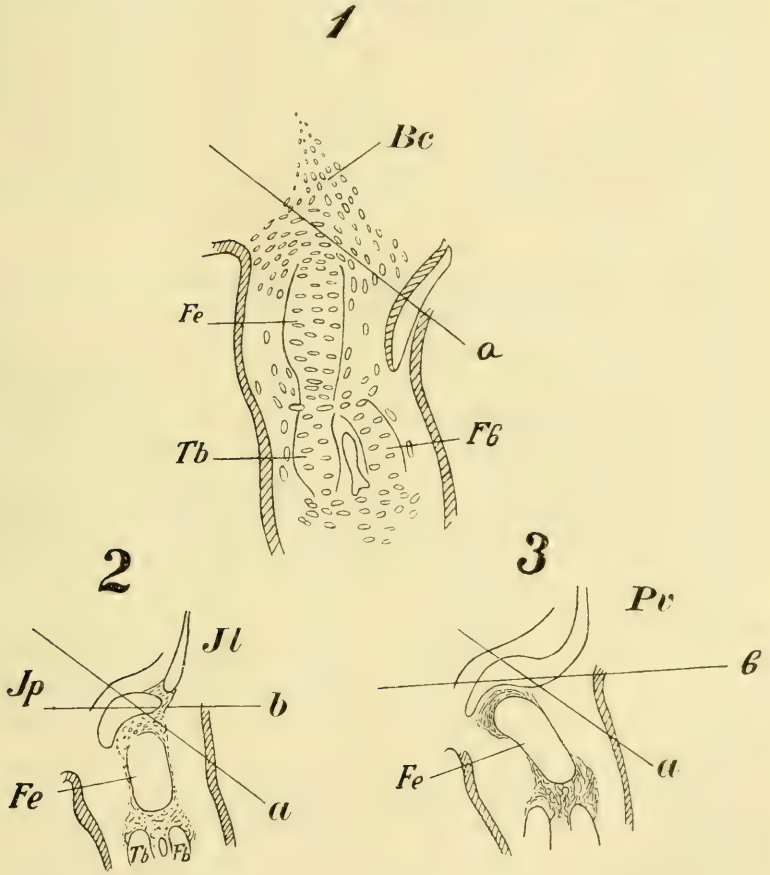
Am 29. Juni wurden die ältesten Kaulquappen von R. esculenta (Versuch 5) mit Extremitäten, die schon die Länge von 2—3, ja sogar 4 mm erreichten, mit noch besser entwickeltem Oberschenkel und merklich differenzierten fünf Zehen operiert. Was diese ältesten Larven betrifft, so zeigt bei ihnen der Oberschenkel das Stadium eines älteren Knorpels, ebenso sind die übrigen frei beweglichen Teile mit Einschluss der ersten und zweiten Zehe knorpelig; Acetabulum und bei einigen Tieren auch die Gelenke sind bereits entwickelt.

Bei allen meinen Operationen wurde von mir eine Schere angewandt, mit sehr feiner, scharfer Spitze, wie sie bei Augenoperationen gebraucht wird.

Die Technik der Operationen war folgende:

Bei den jüngsten Kaulquappen wurden die knospenförmigen Anlagen der Extremitäten schnell durch einen Schnitt, der parallel dem Enddarm, d. h. nahezu quer, durch beide Knospen ging, in zwei ungefähr gleiche Teile gespalten; der eine blieb mit dem Kopfe, der andere mit dem Schwanzende des Tieres in Verbindung. Die Schnitte wurden so lang gemacht, dass sie die unteren Schwanzmuskeln berührten; infolgedessen vergrössern ihre Antagonisten, die oberen Schwanzmuskeln, durch ihre Kontraktion die Entfernung zwischen den getrennten Teilen und verhindern dadurch die darauffolgende Verwachsung noch mehr. Je tiefer die Schnitte in die Muskeln (selbstverständlich bis zu einem gewissen Grade) gemacht wurden, desto sicherer waren die Erfolge. Bei Kaulquappen mit schon entwickelten Extremitäten (diese blieben bei den Operationen unversehrt) wurde die Anlage des Beckens zerschnitten, wobei die Extremitäten mit dem hinteren Teile des Beckens und dem Schwanzende, der vordere Teil des Beckens mit dem Kopfende im Zusammenhang blieb. Wenn man sich jetzt das Bild der Entwicklung des Beckens bei den von

mir operierten Tieren im Moment der Operation vorstellt (siehe die schematischen Figuren Nr. 1, 2 und 3, die Linien des Schnittes a[1]), so wird bei Kaulquappen im jüngeren Stadium der Entwicklung des Beckens der grösste Teil von der mesenchymatösen Anlage des letzteren, im späteren Stadium ein Teil der Pars ischio-pubis und die ganze Pars ilei von den Extremitäten abgetrennt, endlich



wird bei den ältesten von mir operierten Tieren, wo der Schnitt in den hinteren Teil des Acetabulum fällt, das Becken in einen kaudalen und einen oralen Anteil gespalten, so dass der kleinere Teil der Pars ischio-pubis zusammen mit der Pars ilei bei jeder Operation beim Kopfende bleibt.

[1]) Die Schemata der Figuren sind aus der Arbeit von Tschernow entnommen, Anat. Anz., Bd. XXX, 1907.

Bei diesen Operationen wurden ziemlich viele Regenerationen der überzähligen Extremitäten erhalten, jedoch konnte nicht immer ein klares Bild der eingetretenen Superregeneration gewonnen werden, weil rasch nach der Operation Verwachsungen der alten Wundränder, sowie der neu regenerierten Teile, — sowohl untereinander, als auch mit den normalen Extremitäten — eintraten. In vielen Fällen geht eine so vollständige Verwachsung vor sich, dass die verwachsenen Teile nur schwer zu unterscheiden sind. Eine grosse Rolle spielen dabei, wie es von Tornier bemerkt worden ist, die Seitenbewegungen des Schwanzes. Besonders häufig ist das bei älteren Kaulquappen beobachtet worden, die sich durch ihre geringere Regenerationsfähigkeit auszeichnen. Dasselbe ist auch bei einer etwas verlangsamten Regeneration bemerkbar.

Um diese Tätigkeit des Schwanzes abzuschwächen, oder um in ihr eine Unterstützung zu finden, habe ich bei den ältesten von mir operierten Kaulquappen eine Operation anderer Art vorgenommen; und zwar habe ich nicht dorsoventrale Querschnitte, sondern umgekehrt Längsschnitte, parallel der Längsachse des Körpers, gemacht (Versuch 6), wobei der tiefe, in die Leibeshöhle eindringende Schnitt durch den oberen Teil des Acetabulum ging, und der grösste Teil des Beckens, nämlich die ganze Pars ilei und ein Teil der Pars ischio-pubis mit dem oberen Ende des abgeschnittenen Teiles in Verbindung blieb. (Siehe die schematischen Figuren 2, 3, die Linien b.) Bei den so operierten Tieren fand bei einer Bewegung des Schwanzes ein Auseinanderweichen der Ränder der Wunde und eine stetige Verhinderung der Verwachsung der letzteren statt. Für jede Extremität war ein besonderer Schnitt nötig.

Bei den Operationen, die an den ältesten Kaulquappen ausgeführt wurden, habe ich keine besonders guten Resultate erwartet: ich wollte nur wissen, wie solche Tiere, die doch schon ein differenziertes Becken besitzen, die Operationen vertragen, ob sie die Fähigkeit zur Superregeneration verlieren oder nicht.[1]) Da ich dann ziemlich befriedigende Resultate erhalten habe und einige Winke für weitere Forschungen, habe ich auch bei einer geringen Anzahl von jungen Tritonen (Triton cristatus) im Alter

[1]) Ausserdem habe ich die Absicht, einige Details der Bildung der neu sich regenerierenden Teile aufzuklären.

von 4—5 Monaten (2 Monate nach der Metamorphose) von 6—7 cm Körperlänge Versuche angestellt.

Der Gang der Operation bei ihnen war folgender: Die Extremität ist so kurz amputiert worden, als es nur mit der Schere, die ziemlich dicht an den Rumpf angedrückt, möglich war. Darnach wurde der Schnitt durch das Becken im oberen Teile des Acetabulum ausgeführt, wobei die Pars ilei mit dem oberen Teile in Verbindung blieb und mit ihm verwuchs. Auf diese Weise wurde ein gewisser Teil des Beckens von der knorpeligen Masse des Beckengürtels isoliert.

Die operierten Tiere wurden während der ganzen Zeit ihrer Beobachtung bestens gepflegt und intensiv gefüttert. Die Temperatur des Wassers war im Laufe der Versuche im Durchschnitt $16^1/_2$—18^0 C.

Zum Studium der histologischen Entwicklung der Regenerationen wurden die Tiere zu verschiedenen Zeiten getötet, um, soweit es möglich war, die verschiedenen Phasen der Regenerationen zu erhalten.

Die Tiere sind in Pikrin-Sublimatessigsäure fixiert worden, am meisten aber in Zenkerscher Flüssigkeit; dann folgte die gewöhnliche allmähliche Entwässerung in Alkohol, Einbetten der Objekte in Paraffin und Schneiden in Serien. Die Schnitte wurden meist mit Boraxcarmin, Bismarckbraun und Lichtgrün gefärbt, seltener mit Methylenblau, mit nachfolgender Färbung nach van Gieson (nach Hansen). Ausserdem sind auch andere Färbungen angewandt worden. Von allen Färbmitteln für das knorpelige Skelett habe ich für meine Zwecke Bismarckbraun allen anderen knorpelfärbenden Substanzen vorgezogen.

Eigene Versuche.

Der erste Versuch.

Die Operation wurde vom 23. bis 25. Mai ausgeführt. Als Material dienten Kaulquappen von Rana temporaria, sowohl jüngere mit kegelförmigen Anlagen der Extremitäten, als auch ältere, bei denen die Knospen sich zu verlängern begannen und die Anlage des Oberschenkels im Stadium mesenchymatöser Verdichtung ist.[1])

[1]) Bei der Erörterung der Protokolle halte ich es aus Bequemlichkeitsgründen für nötig, eine kurze Beschreibung des anatomischen und histologischen Bildes vorauszuschicken.

Unter einer sehr grossen Zahl von Tieren erfolgte die Regeneration nur bei einigen Individuen, und dann so rasch, dass bis zum 18. Tag die superregenerierten Extremitäten nicht nur angedeutet, sondern sogar ganz bedeutend ausgewachsen waren.

Fall I. (Fig. 1, Taf. XXII.)

Das Tier wurde 20 Tage nach der Operation getötet; es war deshalb von besonderem Interesse, weil bei der Operation günstigerweise der Schnitt durch beide Anlagen gegangen war, was nur sehr selten der Fall ist; gewöhnlich wird nur eine Knospe durchschnitten.

Es ist anzunehmen, dass bei dieser Kaulquappe die Extremitäten im Moment der Operation in dem Stadium waren, bei dem sich die Knospen zu verlängern begannen.

Bei Betrachtung der eingetretenen Veränderungen finden wir auf beiden Seiten des Anus zwei grosse Knospen, die Anlage der Extremitäten, von welchen die linke f einen schnabelförmigen Anhang hat, die rechte e stumpf endigt. In der Mitte zwischen ihnen und ein wenig nach hinten liegen die übrigen, vollständig entwickelten Extremitäten. An letzteren sehen wir, dass die rechte b an eine der oben beschriebenen Knospen herangeht und mit ihr verwächst. Neben diesen Beinanlagen sind noch zwei andere vorhanden, nennen wir sie die linken Extremitäten, von denen die näher zum Schwanz liegende a als sehr gut entwickelt erscheint, mit normalen Zehen und dazwischen gelegener Schwimmhaut. Die vierte Zehe dieses Füsschens ist hakenförmig nach innen gekrümmt, was dadurch hervorgerufen sein könnte, dass das Tier jedesmal, wenn es sich beim Schwimmen auf den Boden des Gefässes senkte, sich gerade auf diese Zehe stützte. Mit dieser Extremität ist, gerade als ob sie von ihr abzweigte, die dritte, am wenigsten entwickelte Extremität verbunden. Der Fuss derselben endigt mit wenig entwickelten und unregelmässig gelegenen Zehen; ausser den fünf gewöhnlichen Zehen kann man hier noch einen dicken, grossen Auswuchs, gleichsam einen sechsten Finger sehen, der etwas seitwärts von den übrigen gelegen ist; später nähert sich dieser Auswuchs der zweiten Zehe und verwächst mit ihr im oberen Drittel. Diese Gebilde kann man dem äusseren Aussehen nach für ein Rudiment einer weiteren Extremität halten,

die linke Knospe mit dem schnabelförmigen Anhang verwächst anscheinend nicht mit anderen Extremitäten, während alle übrigen gegenseitig verbunden sind.

Die histologische Untersuchung ergab folgendes: Wir geben hier die Beschreibung des Wachsmodells vom rekonstruierten Skelett des Beckens und eines Teiles von den freien Abschnitten der Extremitäten (Fig. 2). Bei Betrachtung der im allgemeinen sehr sonderbaren, monströsen Ausbildung des ganzen Beckens kann man sagen, dass die rechte Hälfte gut entwickelt ist, — die linke ist bedeutend schwächer, besonders im Gebiet der Hüftgelenkpfanne, deren Lage dazu ganz ungewöhnlich ist; sie liegt nicht lateral, sondern ist nach hinten gekehrt, weshalb der Körper dieser Beckenhälfte selbst ganz gekrümmt erscheint. Von der rechten Hälfte, mit ihr im Acetabulum artikulierend, geht eine unvollständig entwickelte Extremität ab; an Stelle aller freien Abschnitte ist nur ein kurzer, am Ende zugespitzter Knorpel vorhanden. Bei der Besprechung des Hüftgelenkes ist es auch angebracht, auf die schwache Entwicklung des Acetabulum selbst, sowie des Oberschenkelkopfes hinzuweisen. Die diesem unvollständig entwickelten Füsschen, der Lage nach, links entsprechende Extremität f erscheint länger, besitzt ein besser entwickeltes Gelenk und einen deutlicher ausgeprägten Gelenkkopf. Am anderen freien Ende dieses Knorpels finden sich Andeutungen einer Entwicklung des Kopfes (caput). Von dem Körper des Darmbeins, der ersten Hälfte des Beckens, oben und hinten, geht ein dünner Auswuchs ab, der, wie es auf der Figur sichtbar ist, auf einmal sich verbreitert, und immer breiter und breiter werdend zum hinteren Teil des Körpers geht. Dieser Auswuchs erscheint zuerst verhältnismässig dünn, verdickt sich aber schliesslich ein wenig. Dabei wird eine Verdoppelung und Anhäufung des grösseren Teiles der Knorpelsubstanz auf beiden Enden bemerkbar, da, wo die Andeutungen einer Bildung von Gelenkköpfchen erscheinen, mit denen sich vermittels der Gelenke zwei Knorpel a und b vereinigen, die der anatomischen Struktur und Lage nach dem Unterschenkel entsprechen. Der linke Knorpel b ist stark verändert durch die unter ihm angewachsene Knorpelmasse, von welcher zwei nebeneinander liegende Knorpel ausgehen; der eine von diesen endigt bald (auf der Figur ist er nicht sichtbar), der andere geht in das sonderbar gestaltete Köpfchen x über. Die

Knorpel a und b gehen dann in die folgenden freien Abschnitte der Extremitäten über, indem sie einen normalen Fuss bilden; dies kann man von der Extremität c nicht sagen. Von dem Köpfchen x geht der Knorpel d aus, der in seinem weiteren Verlauf sich in zwei Knorpel teilt, einen grösseren und einen anderen, von kleinerem Durchmesser; weiterhin kommt der noch nicht ganz geformte Tarsus, der in die Zehen übergeht. Wie bei der Beschreibung des makroskopischen Bildes schon bemerkt wurde, kann man hier ausser den fünf Zehen noch einen ziemlich dicken Knorpel sehen, der mit der vierten, normalen Zehe verwächst, wobei sich ein ziemlich dicker Knorpel bildet, der bis zum Tarsus geht.

Indem ich die kritische Beurteilung des erhaltenen Materials auf die Zukunft verschiebe, will ich hier nur meine Meinung über die vor sich gegangene Regeneration aussprechen. Aller Wahrscheinlichkeit nach wurden bei der Operation an beiden Seiten die Anlageknospen, die sich einzuziehen begannen, durchschnitten, wobei die rechte Knospe nicht ganz abgeschnitten wurde, das Becken, das sich eben zu bilden angefangen hat und beide Oberschenkel sind verwachsen; die Spuren dieser Verwachsung sieht man bis heute, — von beiden Köpfchen fangen die folgenden Abschnitte der Extremitäten an, bis zu den Zehen, sich zu entwickeln. Aus der linken Knospe, die ganz abgeschnitten wurde, fing das Becken an sich zu entwickeln, das dann mit dem Unterschenkel der benachbarten Extremität des anderen überzähligen Beckens verwachsen ist. Die monströsen, schwach entwickelten Extremitäten sind auch miteinander verwachsen, und sind die Spuren dieser Verwachsung wie im proximalen, so im distalen Abschnitt der Extremität sichtbar. So ungefähr erkläre ich hier das Vorhandensein der zwei überzähligen, nicht ganz entwickelten Becken in den vier Extremitäten, von denen zwei gut entwickelt sind und zwei rudimentär.

Später sind mir Regenerationen dieser Art öfters begegnet. Bei der Beschreibung des Beckens halte ich es für nötig, hinzuzufügen, dass die linke Hälfte des Beckens nicht einmal nach vorne gelegen ist, da eine künftige Verwachsung unmöglich wäre; die Flächen, die miteinander verwachsen sollten, liegen nicht parallel, sondern unter einem Winkel, der einem rechten fast gleich ist.

Fall 2. (Fig. 3, Taf. XXII.)

Die Regeneration dauerte 28 Tage. Bei Betrachtung des Frosches von vorne sind keine Veränderungen zu sehen: die vorderen und hinteren Extremitäten sind scheinbar ganz normal entwickelt; wenn man ihn aber von hinten betrachtet, bekommt man ein ganz anderes Bild: zwischen der Basis des Schwanzes und des rechten Füsschens ist noch eine dritte, hintere, überzählige Extremität vorhanden, bei der Ober- und Unterschenkel vollständig differenziert aber miteinander durch Bindegewebe verwachsen sind, weshalb eine Beugung und Streckung und folglich die volle Funktion dieser Extremität undenkbar ist. Der Fuss derselben hat ein ganz ungewöhnliches Aussehen, an Stelle der fünf Zehen sind hier nur zwei zehenartige Bildungen vorhanden, die miteinander durch ein durchsichtiges Häutchen verwachsen sind. Diese überzählige Extremität erscheint bei äusserer Betrachtung, als ob sie an der Basis mit der normalen Extremität der gleichen Seite verwachsen wäre.

Ich füge weiter die Beschreibung des Wachsmodells der erhaltenen Regenerationen hinzu. Die beiden Hälften des Beckens sind fast zur gegenseitigen Berührung genähert. Die linke Hälfte ist normal, die rechte zeigt folgende Veränderungen: der untere Teil dieser Hälfte des Skeletts des Beckens einschliesslich der Hüftgelenkpfanne ist ganz normal; was aber den Abschnitt des Beckens betrifft, der dem Hüftbein entspricht, so bemerkt man hier eine Veränderung in der normalen Form; die Mitte und Spitze des Darmbeinflügels e ist stark verdünnt, während seine Wurzel (radix alae) stark verdickt ist; hier geht der neue Knorpelauswuchs ab, der etwas näher, parallel zum beschriebenen Flügel e geht. Diese beiden Knorpel wachsen bis zur gegenseitigen Vereinigung, indem sie eine grosse, schlitzförmige Öffnung x bilden; im Punkt b, als Spuren einer unvollständigen Verwachsung, ist noch ein kleiner Schlitz. Etwas weiter nach unten von der Stelle, die dem processus superior entspricht, findet sich eine flache, neugebildete Gelenkpfanne, von der die neugebildete Extremität ausgeht (siehe Fig. 4, J). Die neugebildeten Teile des Skeletts kann man als reduziertes, überzähliges Becken betrachten. Bei Besprechung der normalen rechten Extremität muss man eine Verdickung und Verkürzung ihres Oberschenkels konstatieren; im übrigen ist sie vollständig normal.

Zur Beschreibung der neugebildeten Extremität übergehend, können wir folgendes sagen: von der oben beschriebenen flachen Gelenkpfanne geht mittels eines Gelenkes ein etwas gebogener Oberschenkel ab, der sich dann mit dem folgenden Element durch einen einzigen Knorpel, der dem Unterschenkel entspricht, vereinigt; weiterhin geht noch ein Knorpel ab, der das Tibiale und Fibulare vertritt, und der sich schliesslich mit dem fingerförmigen Gebilde vereinigt; einer von ihnen ist von grösserem, der andere von kleinerem Diameter; anfangs verlaufen sie nebeneinander, dann gehen sie auseinander; der Winkel zwischen ihnen vergrössert sich allmählich. Beide Knochen haben vier Elemente (sie entsprechen den ossa metatarsi und Phalangen).

Aller Wahrscheinlichkeit nach ist bei der Operation ein Teil der rechten Hälfte der Beckenanlage abgeschnitten worden; das unvollständig entwickelte neue Becken ist dann mit dem normalen verwachsen.

Der zweite Versuch.

R. temporaria. Die Tiere wurden der Operation im selben Alter wie die im vorigen Versuch unterworfen.

Fall 3. (**Fig. 5, Taf. XXII.**)

Die Regeneration dauerte 10 Tage. Bei der Operation wurde die knospenförmige Anlage in zwei Teile zerschnitten, wovon der eine mit dem Kopfende, der andere mit dem Schwanzende verwachsen ist. Als die Kaulquappe getötet und konserviert wurde, war die echte normale Extremität 1,5 mm lang, die Differenzierung der Zehen war vorhanden, fünf Vorsprünge sind deutlich sichtbar. An Stelle der linken Extremität sind zwei Erhöhungen — Knospen —, die durch eine nicht sehr tiefe Furche voneinander getrennt sind. Die vordere Knospe ist rund, die hintere etwas ausgezogen und schmal. Dieses Objekt war für mich besonders interessant, wegen des glücklicherweise fixierten jungen Stadiums der Regeneration.

Bei der mikroskopischen Untersuchung jedoch ist von mir in der hinteren Knospe nichts bestimmtes herausgebracht worden: sie war eben im Stadium der kegelförmigen Anlage der Extremität und dieses Stadium ist noch zu jung, um sagen zu können, ob aus der Knospe b eine Extremität oder das ganze Becken mit zwei Extremitäten sich entwickeln werde. Beide Knospen sind

durch eine Lage lockeren Bindegewebes voneinander getrennt. Die erste Knospe a stellt eine sich regenerierende Hälfte des Beckens vor, die sich im ungefähr gleichen Stadium der Entwicklung wie auf der rechten Seite befindet. Die Abtrennung der jungen Hälfte der Anlage hat die weitere Entwicklung dieser Seite des Beckens scheinbar wenig beeinflusst. In der gleichen Knospe finden wir auch die Anlage des Oberschenkels, den Anfang seines knorpeligen Stadiums. Folglich ist in der Knospe a die Regeneration der normalen Hälfte des Beckens und der normalen Extremität vorhanden.

Fall 4. (**Fig. 6, Taf. XXII.**)

Diese Regeneration dauerte auch zehn Tage. Im Moment der Operation differenzierten sich in der Extremität die mesenchymatösen Ober- und Unterschenkel und das Becken begann sich anzulegen; sein knorpeliges Stadium ist selbstverständlich noch nicht vorhanden. Beim Durchschneiden wurde die Knospe, die sich zu einer Extremität zu verlängern beginnt, zusammen mit einem Teile des mesenchymatösen Beckens nach dem Schwanzende hin abgetrennt, verwuchs mit ihm und fuhr fort, sich zu entwickeln. Die linke Extremität wurde bei der Operation nicht geschädigt und verband sich mit dem Kopfende, beim Tode des Tieres ist sie völlig normal gewesen, 2,5 mm lang, mit dem Oberschenkel, der sich zu heben begann, und deutlich hervortretenden Zehen. Die rechte Extremität von 1,5 mm Länge mit undeutlich entwickeltem Oberschenkel macht den Eindruck eines jüngeren Gebildes. Bei der Zusammenziehung der Narbe, die an der Verwachsungsstelle entstanden ist, erfolgte das Einziehen der Extremität, die damit ihre abnorme Lage annahm.

Die histologische Untersuchung der linken Seite des Beckens zeigt dasselbe im Anfang des Knorpelstadiums; im ungefähr gleichen Stadium der Entwicklung befindet sich auch das Becken der rechten Seite; in der Knospe c ist nur ein Oberschenkel vorhanden, die übrigen Teile waren im Moment der Abtötung noch nicht zur Entwicklung gekommen. Hier also treffen wir wieder eine Regeneration der abgeschnittenen Extremität; in der kleinen Extremität b bemerken wir die Entwicklung des knorpeligen Oberschenkels, der Tibia und Fibula, und den Anfang der Differenzierung der proximalen Reihe des Tarsus. Zur gleichen

Zeit ist, von der Innenseite der Extremität, die ich jetzt beschreibe, an ihrer Basis die Entwicklung noch eines Knorpels, der parallel dem Oberschenkel verläuft, in einem jungen Stadium zu bemerken; scheinbar ist hier der Anfang der neuen Extremität vorhanden. Die weiteren Beziehungen der sich neu differenzierenden Teile sind auf den Schnitten wenig deutlich; es ist aber der Anfang der mesenchymatösen Verdichtung scheinbar doch an der Stelle der folgenden freien Abschnitte der sich wieder regenerierenden Extremität vorhanden.

Fall 5. (Fig. 7, Taf. XXII.)

Die Regeneration ging ausserordentlich langsam vor sich. Bei der Operation wurde die Knospe, aus der sich die Extremität entwickeln sollte, in zwei Teile zerschnitten. Nach zwei Wochen konnte man das gleiche Bild beobachten, wie bei dem Frosch Nr. 4, nur wären die Knospen etwas mehr ausgezogen. Später haben sie sich noch mehr in der Richtung nach hinten ausgezogen. Die normale linke Extremität war 2,25 mm lang, hatte einen gut entwickelten Oberschenkel und Zehen, die sich zu entwickeln begannen.

Das mikroskopische Bild zeigt, wie bei dem vorigen Tier, eine gute Entwicklung der beiden Hälften des Beckens, den normalen Bau der linken Extremität und die Entwicklung nur eines Oberschenkelbeines der nicht vollständig entwickelten Extremität a. Bei dieser Untersuchung finden wir in der hinteren Knospe zwei nebeneinander verlaufende Knorpel; das Becken ist nicht differenziert. Die oben bezeichneten Knorpel verlaufen, mit den getrennten Kopfenden beginnend, in geringer Entfernung voneinander weiter, am distalen Ende jedoch ein wenig voneinander abweichend; an keiner Stelle verwachsen sie miteinander. Der eine Knorpel ist bedeutend länger als der andere. Was den Unterschenkel betrifft, so ist er im Anfang seiner mesenchymatösen Entwicklung.

Wie soll man hier die eingetretene Regeneration deuten?

Man kann annehmen, dass die eine noch nicht differenzierte Anlage zerschnitten wurde; ihr hinterer Teil, der dem Schwanzende angewachsen ist, fing an, zwei Extremitäten zu entwickeln; wegen des sehr langsamen Verlaufs haben sich aber nur zwei Knorpel (Oberschenkel) differenziert. Die übrigen Teile der freien

Abschnitte der Extremitäten, sowie des Beckens, waren beim Tode des Tieres noch nicht entwickelt.

Fall 6. (Fig. 8, Taf. XXII.)

Die linke Extremität ist normal mit dem sich hebenden Oberschenkel und den sich differenzierenden Zehen. Was die rechte betrifft, so ist ihr Aussehen nicht das gewöhnliche. Sie ist bedeutend kürzer, verläuft ein wenig schief in einem stumpfen, fast rechten Winkel, zur Längsachse des Körpers; ihr Fuss ist fast ebenso wie an der linken Extremität entwickelt; in der Gegend des Unterschenkels, in einiger Entfernung von ihrem distalen Ende, geht von ihr eine Knospe ab, die dem Aussehen nach an eine junge, in Entwicklung begriffene Extremität erinnert; die Finger sind jedoch noch nicht entwickelt. An der Basis des gleichen Füsschens findet sich noch eine Knospe d, die mit ihrem unteren Ende mit der Extremität b verwachsen ist.

Betreffend die Regeneration all dieser Gebilde sehen wir, dass das normale Beinchen, ebenso wie auch die Extremität b pigmentiert ist, während die Knospen c und d unpigmentiert sind. Bei Vergleichung dieses Frosches mit den vorigen kann man eine Ähnlichkeit mit den N. N. 4 und 5 finden. Das Präparat kann nach dem Charakter der Regeneration eine Stelle zwischen 4 und 5 einnehmen.

Das mikroskopische Bild zeigt die rechte Hälfte des Beckens etwas weniger entwickelt als die linke; mit ihr vereinigt sich vermittelst des Hüftgelenkes der Oberschenkel, der sich im Stadium des älteren Knorpels befindet; an Stelle der zwei Knorpel des Unterschenkels geht der eine, der aus jüngerem Knorpel gebaut ist, weiter, und dann die mesenchymatösen Anlagen des Tibiale und Fibulare. Diese junge Bildung entspricht der sich entwickelnden Knospe d. Die Extremität b ist stark reduziert; in ihr ist die Differenzierung der Knorpel noch nicht völlig beendet, das Becken ist garnicht entwickelt. Die Extremität c ist im Stadium der sich entwickelnden Knospe mit dem knorpeligen Oberschenkel, der mit der Tibia der Extremität b verschmilzt.

Den vorliegenden Fall analysierend, sehen wir hier, wie auch früher, zwei neugebildete Extremitäten, die sich aus dem Schwanzabschnitt der Anlage des Beckens bilden, während aus dem Kopfende die sich regenerierende natürliche Extremität entsteht.

Der dritte Versuch.

Operiert wurden Kaulquappen von R. temporaria und esculenta, bei welchen der knorpelige Oberschenkel, der Unterschenkel und der Anfang des knorpeligen Stadiums des Beckens vorhanden war (Fall 7 und 8). Bei jungen Tieren dieser Gruppe war nur das mesenchymatöse Becken, der knorpelige Oberschenkel und der Anfang der Differenzierung des Unterschenkels zu sehen (Fall 9 und 10).

Fall 7. (Fig. 9, Taf. XXII.)

Der Frosch wurde einen Monat nach der Operation getötet. Von aussen zeigt dieses Tier folgende Abweichungen von der Norm: die linke Extremität ist schwach entwickelt, in der Gegend des Oberschenkels ist sie kurz und verhältnismässig dünn. Unterschenkel und Fuss sind normal. Diese Extremität geht etwas weiter hinten und unten ab, näher an der Wirbelsäule; ein wenig nach vorne von ihr ist ein walzenförmiges Gebilde deutlich sichtbar, scheinbar ein Knochen (Knorpel), der Anfang der unvollständig entwickelten Extremität, die mit ihrer Basis im gleichen Niveau mit der rechten normalen sich befindend, dem Anscheine nach, was die Lage betrifft, der letzteren entspricht. Umgekehrt erscheint die oben erwähnte Extremität a als eine überzählige. Die rechte wirkliche Extremität könnte ihrem Bau nach für vollständig normal gelten, abgesehen von dem schwach entwickelten Fuss, den kurzen, unvollständig entwickelten Zehen, von denen die zweite und dritte verwachsen sind.

Die histologische Untersuchung der Serienschnitte dieses Frosches zeigt folgendes: beide Hälften des Beckens haben sich bis zur Berührung einander genähert, sind aber noch nicht verwachsen; die rechte Hälfte ist normal entwickelt; der Flügel des Darmbeins dieser Hälfte geht normalerweise nach vorne und oben in der Richtung der Wirbelsäule, aber durchaus nicht mit ihr artikulierend, sondern frei in den Muskeln endigend. Was die linke Hälfte des Beckens betrifft, so ist folgende Abweichung bemerkbar: die Ala ossis ilei, stark sich verdickend und verbreiternd, geht nicht in der Richtung nach der Wirbelsäule, sondern umgekehrt nach der Seite und hinten; überhaupt hat sie das Aussehen einer unförmlichen Knorpelmasse. Von beiden Beckenhälften gehen die Extremitäten ab, von der rechten eine normal ent-

wickelte, von der linken eine abnorm reduzierte Extremität b, die einem langen Knorpel mit entwickeltem Gelenkköpfchen gleicht, das in gelenkiger Verbindung mit der gut ausgebildeten Hüftgelenkhöhle steht. Der geschilderte Knorpel endigt stumpf unter der Haut, ohne jede Andeutung einer Entwicklung der folgenden freien Abschnitte der Extremitäten. Ausser diesen geschilderten Knorpeln befindet sich in der Gegend der linken Beckenhälfte, etwas mehr nach oben, ein knorpeliges Gebilde, — ein nicht vollständig entwickeltes Becken, in dessen Nähe die Extremität a in den Muskeln frei beginnt. Von dem kurzen Oberschenkel der letzteren gehen die folgenden, normal entwickelten, freien Abschnitte der Extremität ab.

Im vorliegenden Fall wurde bei der Operation scheinbar ein Teil des linken Beckens zusammen mit der Extremität, die sich zu entwickeln begonnen hat, abgeschnitten. Das neue Becken hat jedoch eine bestimmte Differenzierung noch nicht erreicht; die an dem Becken abgetrennte Extremität a verliert nicht die Fähigkeit sich weiter zu entwickeln, wenn auch ihre Beweglichkeit und Leistungsfähigkeit stark abgeschwächt waren.

Fall 8. (Fig. 10, Taf. XXII.)

Der Frosch wurde zwei Monate nach der Operation fixiert. Die beiden hinteren Extremitäten sind nicht normal. Bei der rechten ist Ober- und Unterschenkel entwickelt, diese beiden Abschnitte der Extremität sind miteinander verwachsen; der Fuss endigt mit verhältnismässig gut entwickelten Zehen und zwischen ihnen ausgespannter Schwimmhaut. Was die linke Extremität betrifft, so ist sie in ihrem proximalen Teile normal entwickelt, obgleich der Unterschenkel etwas verdickt ist. Die Hauptveränderungen liegen im Fuss, der ein sonderbares Aussehen hat: er zeigt zwei morphologisch gut abgesonderte Teile: das untere Ende, den eigentlichen Fuss, der fünf Zehen hat und eine Schwimmhaut dazwischen, und das mehr nach oben liegende Gebilde, das einen Auswuchs, der fast unter einem rechten Winkel abgeht, und der an eine Zehe erinnert, darstellt, ferner zwei andere, etwas kleinere (s. Fig. 10) und ebenso viele ganz kleine Auswüchse auf der vorderen Seite der Extremität (auf der Figur nicht sichtbar). Schon bei der oberflächlichen Betrachtung wird festgestellt, dass der grosse Auswuchs aus einigen verwachsenen Zehen besteht, dass er

zusammen mit anderen kleinen Knospen ein nicht vollständig entwickeltes Bein darstellt, das mit der Sohle nach vorne gewandt ist; das grosse Bein ist umgekehrt nach hinten gewandt.

Bei der mikroskopischen Untersuchung der Serienschnitte finden wir an dem unteren Fuss der linken Extremität normal entwickelte Zehen, weiter geht die untere Reihe über in die tarsalen Knochen, dann die Ossa tibiale und fibulare; dann ändert sich das Bild, in den Schnitten zeigen sich die Durchschnitte der oben beschriebenen zehenförmigen Auswüchse, die sich bei der Prüfung wirklich als Zehen herausstellen; in dem grossen Auswuchs sind drei Zehen verwachsen, von denen die mittlere die dickste ist; weiter folgen noch rudimentäre Gebilde, zwei getrennt stehende Knorpel, die an getrennte Phalangen der Zehen erinnern. Bei der mikroskopischen Untersuchung finden wir an der Innenseite dieses unvollständig entwickelten Fusses noch einen Höcker, eine rudimentäre Zehe. Von dieser letzteren und dem oben beschriebenen rudimentären Fuss gehen zwei getrennte Knorpel ab, die neben den Ossa tibiale und fibulare der Extremität a verlaufen.

So finden wir im Fuss, in seinem proximalen Ende, anstatt zwei, vier Knöchelchen. Nach der Verwachsung von einem der überzähligen Knorpel mit dem Fibulare bleiben noch drei getrennte Knorpel, die in den Unterschenkel, der aus zwei Knochen besteht, übergehen. Der Oberschenkel ist normal. Das Skelett der rechten Extremität zeigt keine Besonderheiten. Die rechte und linke Hälfte des Beckens zeigen keine besonderen Veränderungen; die Ossa ilei laufen beiderseits dicht aneinander zur Vereinigung mit dem Kreuzbein.

Bei der Analyse des vorliegenden Falles muss man annehmen, dass hier eine Verwachsung, aller Wahrscheinlichkeit nach von zweien, aber möglicherweise auch von drei Extremitäten vor sich gegangen ist; für das letztere spricht bedeutend das mikroskopische Bild. In ihrer Funktion waren beide Extremitäten, besonders die rechte, stark beeinträchtigt.

Fall 9. (Fig. 11, Taf. XXII.)

Die Regeneration dauerte 17 Tage und ging sehr rasch vor sich. Die linke Extremität ist dem Aussehen nach normal, obgleich die Finger im Vergleich mit anderen ungenügend entwickelt

sind. Das rechte Bein ist etwas kürzer; es besteht aus zwei miteinander verwachsenen Teilen, von denen der vordere bedeutend geringer entwickelt ist. Im einen Teil sind die Zehen schon deutlich entwickelt, während sie im zweiten eben angefangen haben, sich zu differenzieren.

Das mikroskopische Bild zeigt die linke Hälfte des Beckens normal; was aber die rechte betrifft, so kann man hier folgende Veränderungen (s. Fig. 12) sehen: sie erscheint in zwei Teile geteilt, einem innengelegenen und einem äusseren, der der Peripherie zugewandt ist. Diese beiden Teile setzen sich weiter in die Flügel der Darmbeine fort, die miteinander verwachsen sind. Von dem einen Knorpel, der der Lage nach der normalen Hälfte des Beckens entspricht, entwickelt sich an der gewöhnlichen Stelle ein schwach ausgeprägtes Acetabulum und gelenkig mit ihm durch ein schwach entwickeltes Köpfchen verbunden ein rudimentärer Oberschenkelknochen x, der mit seinem freien Ende zwischen den Muskeln endigt, ohne sich weiter in die freien Abschnitte der Extremitäten fortzusetzen: auf diese Weise ist der Oberschenkel der wahren Extremität fast gar nicht entwickelt. Von dem oben erwähnten, äusseren Teil des rudimentären Beckens, geht, gelenkig sich mit ihm verbindend, ein dicker Knorpel J, der Oberschenkel ab, der dann in den Unterschenkel übergeht; von diesem Oberschenkel, gleichsam von ihm abzweigend, geht noch ein Knorpel ab, der weiter, eine sehr grosse und steile Biegung machend, den Anfang der Extremität a bildet.

Man muss annehmen, dass durch die Operation ein Teil des Beckens abgeschnitten wurde, der dann das neue Becken und zwei im Oberschenkel später miteinander verwachsene Extremitäten regeneriert hat.

Fall 10. (Fig. 13, Taf. XXIII.)

Die Regeneration dauerte zirka einen Monat. Die rechte Extremität ist ein wenig kurz und überhaupt schwach entwickelt; ihre Zehen sind ebenfalls verkürzt, im übrigen ist sie normal. Was aber die linke betrifft, so besteht sie aus zwei Teilen, von denen einer a besonders gut entwickelt ist, seine Zehen sind vollständig differenziert; auch die Schwimmhaut ist gut ausgeprägt. Wenn man die verwachsene Extremität von der Seite betrachtet, so kann man sehen, dass ihre beiden Teile einen gemeinsamen Stamm

haben; man kann die Furche sehen, die die beiden verwachsenen Teile voneinander trennt, und auch wahrnehmen, dass die beiden Beine weiter nach dem distalen Ende zu ganz getrennt verlaufen.

Das histologische Bild. Die beiden Hälften des Beckens sind ziemlich nahe aneinander gerückt, ohne dass sie sich jedoch irgendwie berührten. Die rechte Hälfte ist normal; aber in der linken (s. Fig. 14) kann man dieselben Veränderungen sehen, wie bei dem Frosch Nr. 2 und namentlich folgendes: hinterer und unterer Teil des Beckens mit gut entwickeltem Acetabulum sind normal; ein deutlich ausgeprägtes Köpfchen des Oberschenkels setzt sich in den normalen Oberschenkel fort. Die Veränderungen im Becken beginnen in der Wurzel der Darmbeinflügel (Radix alae); hier ist ein neugebildeter Teil des Beckens A vorhanden, der mit der normalen Hälfte verwachsen ist, von diesem breiten Teile geht der Darmbeinflügel ab in der Richtung des Kreuzbeins, dort begegnet er dem Flügel des normalen Darmbeins und verwächst mit ihm. Es ergibt sich ein Bild, das dem auf Fig. 4 ähnlich ist. Der Oberschenkel b, der von dem neugebildeten Teil des Beckens abgeht, ist wenig entwickelt; sein Köpfchen ist ein wenig nach hinten an dem wahren Knorpel gelegen, ihn bei Betrachtung des Beckens von hinten teilweise verdeckend. Die Beschreibung der freien Abschnitte der Extremitäten a und b erscheint wenig interessant, besondere Veränderungen sind nicht vorhanden, abgesehen von einer Verkürzung des Tibiale und Fibulare. Umgekehrt zeigt die Extremität c bedeutende Abweichungen von der Norm: es fehlt der Unterschenkel und der Oberschenkel geht direkt in den Fuss über.

Für den vorliegenden Regenerationsfall kann man annehmen, dass die Operation in einem jungen Stadium der Extremität ausgeführt wurde, die Anlage des jungen Beckens durchschnitten und zusammen mit ihr die rechte Extremität abgeschnitten wurde, die bis zum Moment der Fixation des Tieres sich noch nicht vollständig regeneriert hat.

Der vierte Versuch.

Wir gehen jetzt zur folgenden Gruppe von Tieren, R. esculenta, über, die in einem schon älteren Zustand operiert wurden.

Fall 11. (Fig. 15, Taf. XXIII.)

Die Regeneration dauerte 37 bis 38 Tage. Der vorliegende Fall hatte für mich besonders grosse Bedeutung, weil es mir gelungen ist, alle wichtigsten Momente des Versuches zu protokollieren. Von den 60 Tieren, deren schon entwickelte Extremitäten bis 2 mm lang waren, ein knorpeliges Becken, Ober- und Unterschenkel besassen, wurden acht Tiere ausgewählt, bei denen die Operation am günstigsten gelungen war, und zur Beobachtung getrennt gehalten.

Anfänglich sind bei einigen der beobachteten Tiere die mit einem Teil des Beckens abgeschnittenen Extremitäten an dem Schwanzende angewachsen, wobei sie vollständig von der beim Kopfende gebliebenen Beckenhälfte abgetrennt waren. Dann ergab sich nach der Ausfüllung der Wunde mit jungem Granulationsgewebe und mit Hilfe der seitlichen Bewegungen des Schwanzes erst eine Zusammenziehung, dann eine Verwachsung der getrennten Teile. Bei diesen Tieren erfolgte keine Superregeneration. Bei der Kaulquappe Nr. 11 befand sich die von dem Kopfende abgetrennte rechte Extremität in der ersten und Anfang der zweiten Woche im Zustand der Entzündung, Hyperaemie, Volumzunahme etc. und kehrte dann, was ihr allgemeines Aussehen betrifft, zur Norm zurück; gleichzeitig erschien sie durch Verwachsung mit dem Schwanzende vom Kopfende geschieden. Dann konnte man die Bildung der Anlage der neuen Extremität von der Innenseite neben der ersten Extremität beobachten. Gleichzeitig mit der Entwicklung derselben ging ihre Verwachsung mit der alten Extremität vor sich; nur die Anwesenheit von zwei Füssen zeigt den hier vor sich gegangenen Prozess an.

Die ersten Andeutungen einer Entwicklung der zweiten Extremität neben der abgeschnittenen erschienen 10 Tage nach der Operation; ihre höchste Entwicklung hat diese Extremität nach 3 Wochen erreicht. Das weitere Wachstum der regenerierten Extremitäten ging sehr langsam vor sich. Die Lage der neugebildeten Extremität ist aus der Figur ersichtlich; man kann nur noch hinzufügen, dass die linke, überzählige Extremität, die jüngere, wenig pigmentiert ist und die Zehen weniger entwickelt sind. Die linke, normale Extremität, hat einen gut entwickelten Oberschenkel, ebensolchen Unterschenkel und lange, normale Zehen. Die ganze Extremität ist ca. 6 mm lang. Bei Betrachtung der

rechten Extremität, die aus dem Teil des Beckens, der beim Kopfende geblieben ist, regeneriert ist, finden wir, dass sie bedeutend schwächer als die linke entwickelt ist. Ihre Länge beträgt $4^1/_2$ mm, die Zehen sind kurz und noch nicht vollständig differenziert.

Bei der histologischen Untersuchung der beiden natürlichen Extremitäten zeigen sich keine besonderen Abweichungen von der Norm, und nur in der Extremität a bemerkt man die etwas verkürzten Ossa tibiale und fibulare. Beim Durchsehen der Serienschnitte zeigen sich die regenerierten Extremitäten als von dem normalen Becken vollständig getrennt. Auf der beigefügten Fig. 16, die nach einem Wachsmodell angefertigt wurde, sieht man die Entwicklung und Lage der neugebildeten Teile; A = die knorpeligen Metatarsi der grossen Extremität, B = der kleinen. An Stelle des Beckenskeletts und der freien Abschnitte der Extremitäten haben wir die auf der Figur abgebildeten Knorpel: den knorpeligen Auswuchs b, die reduzierten Oberschenkel, Unterschenkel und übrigen Teile der freien Abschnitte der neugebildeten kleineren Extremität.

Der fünfte Versuch.

R. esculenta. Die der Operation unterzogenen Kaulquappen besassen ein knorpeliges Becken mit entwickeltem Acetabulum, mit Oberschenkel, Unterschenkel, Tibiale und Fibulare im knorpeligen Stadium, ferner den Anfang der Verknorpelung der Phalangen.

Von einer ganzen Reihe von Kaulquappen, bei denen durch eine Operation ein Teil des Beckens zusammen mit den entwickelten Extremitäten abgeschnitten wurde, wurden ziemlich viel Superregenerationen erhalten. Ich verweise zuerst auf die Kaulquappen Nr. 13, 14 (s. Fig. 17, 17^1, Taf. XXIV). Diese beiden Kaulquappen haben eine normale Extremität; die andere Extremität aber ist an der Basis mit einer dicken, ziemlich voluminösen Knospe versehen; bei Nr. 14 ist letztere bedeutend stärker ausgeprägt; an der Seite der Extremität ist an der Basis noch eine kleine Erhöhung b vorhanden, welche bei Nr. 14 wieder bedeutend stärker ausgeprägt ist.

Bei der histologischen Untersuchung hat sich Folgendes gezeigt: die vordere Knospe stellt den Anfang der Regeneration der abgeschnittenen Extremitäten dar, wo wir die normal gebildete

Hälfte des Beckens, das entwickelte Acetabulum und den Anfang der Regeneration des Oberschenkels finden.

Es ergibt sich also das gewöhnliche Bild der Regeneration von abgeschnittenen Extremitäten. Weiter in der Richtung nach hinten kann man sehen, wie der Oberschenkel der grossen Extremität c frei zwischen den Muskeln beginnt und dann in ihre übrigen, freien Abschnitte übergeht. An der Basis dieser Extremitäten ist bei Nr. 14 eine deutlich ausgeprägte Verdichtung des Mesenchyms vorhanden, der Anfang des neuen Beckens mit seinem Übergang in das knorpelige Stadium; bei demselben Frosch ist die Entwicklung der neuen Extremität deutlich sichtbar, bedeutend stärker als bei Nr. 13. Es ist hier also ein Becken vorhanden, ferner eine abgeschnittene, aber weiterwachsende Extremität und eine andere, die sich neu regeneriert. Bei Nr. 13 sind alle diese Verhältnisse, wie gesagt, weniger deutlich ausgeprägt; aller Wahrscheinlichkeit nach wurde bei diesem Tier die Operation in einem mehr ausgewachsenen Zustand ausgeführt; die Extremität c selbst erscheint mehr als bei Nr. 14 reduziert.

Fall 15. (Fig. 18, Taf. XXIII.)

Die Regeneration dauerte 24 Tage. Der Unterschied in der Entwicklung der beiden hinteren Extremitäten fällt sofort auf, indem die linke in den oberen Abschnitten ein mehr oder weniger normales Bild der Entwicklung zeigt; die rechte ist stark im Oberschenkel verdickt, sie ist wie verdoppelt, oben ist ein Auswuchs vorhanden (ein ähnliches Bild siehe bei dem Frosch Nr. 20, Fig. 23, Taf. XXIV). Der Fuss ist ebenfalls ungleich entwickelt; hier sind die Verhältnisse umgekehrt. Am rechten Bein haben wir eine gute Entwicklung des fünfzehigen Fusses, am linken eine unvollständige mit vier kurzen Zehen (der jüngere Fuss).

Bei der histologischen Untersuchung erhalten wir folgendes Bild (s. die graphische Rekonstruktion auf Fig. 18, Taf. XXIII): die zwei Hälften des Beckens sind noch nicht miteinander verwachsen. An der rechten Seite geht von dem Becken der Oberschenkel ab, der wie gewöhnlich verläuft, nur etwas weiter, und der nicht in den Unterschenkel übergeht. An der Stelle des letzteren ist ein kleiner rundlicher Knorpel, Rudiment der übrigen Abschnitte der Extremitäten, vorhanden. In einiger Entfernung vom Acetabulum beginnt noch ein Knorpel, der Oberschenkel, der in einem

scharfen Winkel zu ersterem verläuft. Wie er in die übrigen Abschnitte übergeht, sieht man ohne Beschreibung.

Fall 16.

Es sind gleiche Veränderungen, wie bei der vorhergehenden Kaulquappe. Das rechte Bein im Oberschenkel verkürzt, mit bemerkbarem Ursprung an der Basis. Die übrigen Abschnitte der Extremitäten sind mehr oder weniger normal. Bei der mikroskopischen Untersuchung ist das Bild dem vorhergehenden auffallend gleich.

Nun gehen wir zur Beschreibung der Frösche über, bei denen die Operation ein deutlicheres Bild der Regenerationen der überzähligen Extremitäten ergeben hat.

Fall 17. (**Fig. 19, Taf. XXIII.**)

Die Regeneration dauerte fast einen Monat. Bei der Operation ging der Schnitt durch beide Hälften des Beckens, das zu dieser Zeit schon differenziert war, mit entwickelten Flügeln der Darmbeine und gut ausgeprägtem Acetabulum. Am Schluss der Regeneration hat die Kaulquappe folgende Veränderungen ergeben: Hinten befinden sich 2, scheinbar normale Extremitäten und ein wenig nach vorne, an der linken Seite zwei, an der rechten ein Vorsprung. Der eine ist näher zum Bauche hin gelegen, die zwei anderen an der Basis der Extremitäten. Was die grossen Extremitäten anlangt, so sind sie, wenn auch allgemein gut entwickelt, in ihrer Beweglichkeit lange nicht normal. Ihr allgemeines Aussehen ist ganz ungewöhnlich, sie sind in der Längsrichtung ausgezogen, und werden hinten wie etwas Fremdes nachgeschleppt. Beim Untersinken auf den Grund des Gefässes vermeidet es das Tier, sich auf die Extremitäten zu stützen, wie es die anderen Kaulquappen gleichen Alters tun, sondern es legt sich direkt auf den Bauch oder auf die Seite. Während der Beobachtung war das Tier völlig gesund, beweglich und kräftig. Später fing die Kaulquappe an, beim Schwimmen die Extremitäten zu benützen, und auf dem Grunde sitzend, setzte sie dieselben unter sich, wodurch diese eine säbelförmige Form angenommen haben. Zur gleichen Zeit mit den hinteren Extremitäten bewegte sich beim Schwimmen auch der obere Vorsprung a, der anfangs klein war, dann aber sich verlängerte und allmählich am Ende eine schnabelförmige Spitze bekam.

Bei der mikroskopischen Untersuchung der Serienschnitte hat sich, der Hauptsache nach auf dem Wege der Rekonstruktion, folgendes ergeben (s. Fig. 20, Taf. XXIII): Die beiden Beckenhälften verlaufen nahe beieinander, aber sie verwachsen nicht. Die linke Hälfte A erscheint stark verändert. Das Darmbein ist verkürzt und zugleich in seinem mittleren Teil stark verdickt. Wie man auf der Figur sieht, hat sich hier eine schneckenförmige Verdickung gebildet. Von dieser letzteren geht ein sonderbar ausgebogener und in seiner ersten Hälfte stark verdünnter Knorpel ab, der ebenfalls mit einem Köpfchen endigt, das dem Vorsprung b auf der vorigen Figur entspricht. Etwas weiter nach oben beginnt der andere Knorpel, frei zwischen den Muskeln. Er verläuft weiter und geht dann in die Extremität über. Der vordere Teil des Beckens bietet das gewöhnliche Bild dar; es ist ein Acetabulum vorhanden, von dem ein Knorpel, der in der Knospe a endigt, abgeht. Dieser Knorpel ist nichts anderes als die neu regenerierte, stark reduzierte, wahre Extremität. Beim Schwimmen, von dem oben die Rede war, geriet diese Extremität in Bewegung. Bei Betrachtung dieser Beckenhälfte von der Seite ist vorne die unvollständig regenerierte Hälfte des normalen Beckens deutlich sichtbar, und hinten das mit ihm verwachsene Gebilde, — das neue, unvollständig entwickelte Becken.

Die rechte Hälfte des Beckens erscheint auch ein wenig verändert, besonders im Gebiet des Flügels; hier sieht man deutlich, dass der Schnitt längs der Linie, die mit dem Buchstaben x bezeichnet ist, geführt wurde und dann die teilweise Verwachsung des abgetrennten Teiles folgte. Acetabulum und der von ihm abgehende Knorpel bieten keine Veränderungen dar, jedoch setzt sich der beschriebene Oberschenkel nicht weiter in den Unterschenkel fort, sondern endigt mit einem stumpfen Ende. Unter einem scharfen Winkel mit diesem Knorpel beginnt frei in den Muskeln noch ein anderer Knorpel, der später auch in den Unterschenkel übergeht (das Verhältnis dieser Knorpel ist gut auf dem beigelegten Schema, Fig. 21, sichtbar).

Man muss annehmen, dass bei der Operation ein Schnitt durch die beiden Hälften des Beckens ausgeführt wurde, von denen dann die linke dem neuen Becken als Ursprung gedient hat. Von der rechten Seite wurde nur ein unbedeutender Teil der Beckenanlage abgeschnitten und ein Teil der Extremität

abgetrennt. Dieser abgeschnittene Teil des Beckens ist, indem er keine Regeneration erfahren hat, an die Anlage, die bei dem Kopfende geblieben ist, angewachsen, die abgeschnittene Extremität fuhr fort, sich zu entwickeln.

Fall 18. (Fig. 22, Taf. XXIV.)

Der vorliegende Fall ist durch die wechselseitigen Beziehungen interessant, die zwischen den neu regenerierten und den sich weiter entwickelnden, von dem Becken abgeschnittenen, natürlichen Extremitäten bestehen. In dem Fall, der jetzt auseinandergesetzt wird, wurde die Operation in einem älteren Stadium gemacht; bei der Kaulquappe waren schon ein entwickeltes Becken, Ober-, Unterschenkel und sogar die Zehen vorhanden. Der Schnitt ging hinten von dem Becken aus, wobei die Extremitäten ohne Verwundung des Beckens in der Gegend des Oberschenkels abgeschnitten wurden; sie haben sich weiter entwickelt und aus ihnen entstanden die ziemlich gut ausgeprägten, freien Abschnitte. Die an dem Becken gebliebenen oberen Extremitäten konnten sich, angesichts der schwachen Regenerationsfähigkeit der älteren Kaulquappen, nicht vollständig entwickeln; auf der Figur sind sie in der Form der monströsen Gebilde a und b dargestellt. Diese Auswüchse haben zur Zeit der Metamorphose Beweglichkeit erworben, wo sie die Tiere dann zu gleicher Zeit mit den natürlichen und ganz identisch mit ihnen beim Schwimmen benutzten, wobei sie die natürlichen unterstützten. Nach der Metamorphose haben die Extremitäten fast jede Fähigkeit, sich zu bewegen, verloren, alle Bewegungen des Tieres wurden mit Hilfe der neugebildeten Anlagen der Beine ausgeführt. Das Tier wurde 7 Wochen nach der Operation getötet.

Die histologische Untersuchung zeigte das gewöhnliche Bild der sich regenerierenden Extremitäten. Was aber das hintere Paar Beine betrifft, so konnte man hier die Abwesenheit oder besser gesagt, die schwache Entwicklung des Oberschenkels und gute Entwicklung der übrigen Abschnitte der Extremitäten sehen.

Fast die gleichen Veränderungen wurden auch bei Frosch Nr. 19 beobachtet.

Ich gebe nun eine kurze Zusammenfassung der in den vorhergehenden Berichten mitgeteilten Tatsachen.

Bei Frosch Nr. 3 (Fig. 5) wurde die Anlage der Extremität, die sich im Stadium der kegelförmigen Knospe befand, in zwei Hälften geschnitten; jede Hälfte hat sich selbständig entwickelt; die vordere Knospe begann die wahre Extremität zu regenerieren, die hintere die überzähligen Teile.

In den Fällen Nr. 4, 5, 6 und 11 (Fig. 6, 7, 8 und 15) haben wir bei ähnlichen Operationen die weiteren Stadien der Regenerationen bei etwas älteren Tieren; in dem Fall 4 beginnt eben der Prozess, er ist deutlicher im Fall 5 bemerkbar, mehr noch ausgeprägt bei Kaulquappe 6 und die deutlichste Differenzierung ergibt sich im Fall 11; hier sind, wie wir gesehen haben, die gut entwickelten zwei überzähligen und eine fast vollständig regenerierte natürliche Extremität vorhanden. In allen diesen Fällen mit mehr oder minder entwickelten Extremitäten wurde ein Teil des Beckens, das sich schon zu differenzieren begonnen hat, abgeschnitten; der abgeschnittene Teil der Anlage hat eben als Material für die Entwicklung der neuen Teile gedient. Wie wir aus der vorhergehenden Beschreibung gesehen haben, sind alle neu gebildeten Teile bei weitem nicht vollständig entwickelt; die Ursache liegt selbstverständlich in der mit dem Alter des Frosches verminderten Fähigkeit zu regenerieren. Bei den Fröschen Nr. 2 und 10 (Fig. 3, 4, 13, 14) sehen wir in der veränderten Beckenhälfte die natürliche Extremität und das überzählige Gebilde; hier sieht man auch die Verwachsungsstelle des neu gebildeten Beckens mit dem normalen. Es begann scheinbar der bei der Operation abgeschnittene Teil der Anlage der Extremität ein neues Becken zu entwickeln; eine vollständige Differenzierung ist jedoch nicht eingetreten; das nicht vollständig entwickelte Becken ist mit dem normalen verwachsen.

Bei der Analyse des Falles 9 (Fig. 11 und 12) tritt die Entwicklung des neuen Beckens deutlich hervor, jedoch eines so weit reduzierten, dass nur die zwei verwachsenen Extremitäten auf den früher hier vorhandenen, ganz differenzierten Teil des Skeletts — das überzählige Becken — hinweisen.

Bei Nr. 8 (Fig. 10) ist, wie früher bemerkt, der regenerierte Teil mit dem normalen Becken verwachsen und nur das Vorhandensein der überschüssigen Knorpel im Unterschenkel und im Fuss und das abnorme Aussehen der linken Extremität weisen auf den Charakter der hier abgelaufenen Regeneration hin.

Bei Nr. 7 und 17 (Fig. 9, 19, 20 und 21) unterscheiden wir leicht die neu gebildeten aber nicht vollständigen Becken; die beiden genannten Tiere sind in eben dem Moment operiert, wo ihre Extremitäten eine ziemlich beträchtliche Länge erreicht haben; bei Frosch Nr. 17 ist sogar die knorpelige Anlage des Beckens vorhanden.

Zur Betrachtung des ersten Falles übergehend, bei dem die vor sich gegangenen Veränderungen, infolge der Verwachsung und der nicht vollständigen Regeneration, am meisten verwickelt erscheinen, sehen wir, dass aus den Kopfknospen sich die neuen Extremitäten an der Stelle der natürlichen zu entwickeln beginnen, aus dem Schwanzende des abgeschnittenen Beckens sich aber die überzähligen Teile regeneriert haben

Die Frösche 15, 18 und 19 können als Beispiele für die gegenseitigen Beziehungen dienen, die sich zwischen den zu regenerieren beginnenden, natürlichen Beinen, und den sich zu entwickeln fortfahrenden, bei der Operation abgeschnittenen Extremitäten erkennen lassen.

Der sechste Versuch.

Nachdem ich die oben beschriebenen Resultate bei der Durchtrennung der Anlagen der Extremitäten durch einen dorsoventralen Schnitt, der parallel dem Ausführungsdarme ging, erhalten hatte, konnte ich zur Überzeugung kommen, dass in diesem Fall die Bilder vieler Regenerationen, infolge der eingetretenen Verwachsungen der neu gebildeten Teile, stark maskiert waren und dass als Folge ein sehr verwickeltes Bild resultierte. Es ist möglich, dass viele Superregenerationen gar nicht erkennbar sind, infolge der immer vor sich gegangenen Verwachsungen der neu gebildeten Teile.

Da ich bei den Schnitten, die der Länge des Körpers parallel sind, die Möglichkeit der Verwachsung als gering annehmen musste, ging ich zu Operationen anderer Art über, die ich früher im allgemeinen Teil geschildert habe.[1])

Zu meinem Bedauern waren zu dieser Zeit junge Stadien der Froschentwicklung nicht zu haben und ich musste mich auf die älteren der von mir operierten Tiere beschränken (s. Vers. 4).

[1]) Ausserdem bot sich Aussicht auf eine Erklärung des Regenerationscharakters bei Abtrennung des oberen Teiles der Anlage von der ganzen Beckenanlage dar.

Vor allem will ich den Frosch Nr. 20 (Fig. 23, Taf. XXIV) besprechen, bei dem das Verhältnis der neu regenerierten Teile zu den natürlichen Extremitäten am einfachsten ist. Die beiden hinteren Extremitäten sind mehr oder weniger normal entwickelt, obgleich sie in allen Abschnitten massiver erscheinen als gewöhnlich. In der rechten können wir ausserdem quasi eine Verdoppelung des Oberschenkels beobachten; und zwar bemerkt man oben und hinten von dem letzteren die Furchen, die ein über dem normalen Oberschenkel wachsendes Gebilde, das mit seinem Ende weiter als zum Kniegelenk geht, deutlich abgrenzen.

Bei Betrachtung des Fusses der beiden Extremitäten bemerken wir eine schwache Entwicklung der Zehen. Die ganze Regeneration dauerte 25 Tage.

Bei der Betrachtung der Serienschnitte mit dem Mikroskop ergibt die rechte Extremität im Oberschenkel folgendes Bild: Von dem ein wenig veränderten asymetrischen Becken geht ein knorpeliger Oberschenkel ab, der bis zum äussersten Punkt a des Kniegelenks verläuft. Der bezeichnete Oberschenkel endet mit einem Köpfchen, das sich nicht in die freien Abschnitte der Extremitäten weiter fortsetzt; nach unten aber von dem Oberschenkel an der Stelle, die der Knospe b entspricht, finden wir den Unterschenkel, der frei zwischen den Muskeln und den Zellen des Mesenchyms mit einem gewöhnlichen Gelenkköpfchen endigt. Wenn wir den histologischen Bau des ganzen Oberschenkels und dieser Stelle, an die der Unterschenkel geht, aufmerksam untersuchen, so finden wir, dass der Oberschenkel aus zwei miteinander verwachsenen Knorpeln besteht, von denen der jüngere den innen befindlichen älteren Knorpel umgibt, der sich mit Bismarckbraun intensiv färbt. An der Stelle, wohin das obere Ende der Tibia und Fibula geht, ist ein schwach entwickeltes, der Reduktion unterliegendes Köpfchen des unteren Oberschenkels deutlich bemerkbar.

Auf Fig. 24 (Taf. XXIV) ist an dem Querschnitt eines solchen zusammengesetzten Oberschenkels das gegenseitige Verhältnis zwischen zwei Knorpeln, einem jüngeren und älteren deutlich ersichtlich. Den doppelten Oberschenkel in seiner ganzen Ausdehnung betrachtend, sieht man, dass diese Verwachsungen teilweise schon vollzogen sind, in anderen Teilen aber der Prozess noch nicht zu Ende ist; dann entsteht ungefähr das Bild, das unserer Figur ähnlich ist.

Die eingehendere Analyse der histologischen Verhältnisse der verwachsenen Teile verschiebe ich bis zum Ende meiner Versuche.

Fall 21. (Fig. 25, Taf. XXIII.)

Dieser Frosch wurde im jüngeren Stadium der Entwicklung der Regeneration fixiert. Die rechte Extremität war $2^1/_4$ mm lang und hatte vier schon angedeutete Zehen, die linke war gleich alt und lang. An der hinteren Seite dieser Extremität sind einige Hautfalten und eine ziemlich grosse Erhöhung von $^3/_4$ mm Länge, $^1/_2$ mm Breite und noch weniger Dicke bemerkbar, die in der Richtung nach hinten verläuft.

Die histologische Untersuchung zeigt eine normale Entwicklung der rechten Extremität; besonders bemerkbare Ablenkungen in der Entwicklung des Beckens sind noch nicht vorhanden. Bei Vergleichung der beiden Extremitäten bemerken wir eine starke Verdickung des knorpeligen Oberschenkels in dem abnormen Bein. Was aber den Auswuchs a betrifft, so erscheint er als gewöhnliche Anlage, als Knospe, die sich zu einer Extremität verlängert.

Fall 22. (Fig. 26, Taf. XXIV.)

Das Tier wurde kurz vor der Metamorphose getötet. Seine linke, hintere Extremität ist normal, die rechte ein wenig im Oberschenkel verdickt; der letztere tritt im Knie etwas hervor, wobei er unter dem Kniegelenk einen Höcker bildet. Daran schliesst sich ein etwas verdickter und verkürzter Unterschenkel und der doppelte Fuss; der eine Fuss ist über dem anderen gelegen; der untere ist mehr entwickelt, pigmentiert; der obere (a) ist schwächer entwickelt und frei von Pigment.

Bei der histologischen Untersuchung finden wir: die beiden Hälften des Beckens, die noch nicht verwachsen sind, bieten keine besonderen Veränderungen; das linke Bein ist ebenfalls normal; der knorpelige Oberschenkel der rechten Extremität geht in den folgenden Abschnitt über, der ein sehr verwickeltes Bild von Verwachsungen bietet, das mir nur nach der vorausgegangenen plastischen Rekonstruktion verständlich wurde. Auf Grund des Studiums des Wachsmodells kann man annehmen, dass im Unterschenkel zwei Paare von Knorpeln vorhanden waren, die in gelenkiger Verbindung mit den entsprechenden zwei Knorpeln

(zwei Oberschenkel) standen; die letzteren sind mit der Zeit miteinander verwachsen; eine gleiche Verwachsung begann auch in den unteren Abschnitten der Extremitäten einzutreten, aber die dieselbe verhindernde Biegung der beiden Füsse hat das primäre, einfache Verhältnis verunstaltet und das Bild verwischt; die Untersuchung dieses und jenes Fusses hat gezeigt, dass das Skelett des kleineren aus jüngerem Knorpel besteht.

Wir haben also in diesem Fall in der abnormen Extremität den von dem einfachen Becken abgehenden Oberschenkel, weiter den doppelten Unterschenkel und den doppelten Fuss mit den reduzierten proximalen Knorpeln des Tarsus.

Am Schluss erwähne ich zwei Fälle, Fall 23 und 24, bei denen sich ein Bild, das dem früher beschriebenen Frosch Nr. 20 ähnlich war, ergeben hat.

Der siebente Versuch (Tritonen).

Ermutigt durch die Erfolge, die ich bei den Operationen der Kaulquappen erhalten hatte, trat ich an die gleichen Operationen bei Tritonen heran, deren Regenerationsfähigkeit bekanntlich auch im älteren Zustande, bedeutend grösser ist als bei den älteren Kaulquappen. Zum Versuch habe ich Tiere von vier bis fünf Monaten genommen. Operationsweise siehe die Methodik.

Die Operation wurde am 2. September gemacht. Zirka am 25. September wurde bei einem von den Tritonen an der Schnittstelle die Bildung von zwei, nebeneinander verlaufenden Knospen bemerkt; die Berührungsfläche der beiden Knospen entsprach dem ausgeführten Schnitt. Bei weiterer Beobachtung sieht man deutlich zwei nebeneinander wachsende Knospen, wobei die obere allmählich, gleichsam zerfliessend die untere umgab.

Mit der Zeit wird das Bild der Regeneration der beiden Extremitäten noch ausgeprägter, und in dem Moment, in dem die Zehen erscheinen, ist es am deutlichsten bemerkbar, da man schon zwei Füsse sehen kann. Im Anfang der Entwicklung der Füsse waren die Furchen, die sie voneinander und besonders die beiden Unterschenkel trennten, ausserordentlich deutlich. Am Ende des 2. Monats fängt die früher bemerkbare Grenze zwischen zwei Extremitäten an undeutlicher zu werden. Am 23. November, zwei Monate 21 Tage nach der Operation, wurde das Tier getötet: zu dieser Zeit war das Tier 8 cm lang, bei der Operation 6,3 cm.

Beschreibung des Tritons
(Fig. 27, A und B, Taf. XXIV).

Das rechte Bein des Tieres war normal; was das linke betrifft, so springt vor allem seine verhältnismässige Dicke und Kürze in die Augen. Im Gebiet des Fusses sehen wir folgendes Bild: Unten kann man sechs Zehen zählen, die in zwei Reihen angeordnet sind; hier kann man noch eine Zehe sehen, die sich auf der hinteren Seite hinten befindet. Wenn man diese Extremität von hinten und oben betrachtet, so zeigt sich das Bild so, wie es auf der Fig. 27, B dargestellt ist; hier waren deutlich zwei Füsse zu sehen, die miteinander mit der Hinterseite verwachsen waren; der normale Fuss ist nach unten, der andere nach oben und hinten gewandt. Der erstere hat fünf Zehen, der andere drei, wovon einer rudimentär, im ganzen also acht. Das histologische Bild der vor sich gegangenen Regeneration ist sehr verwickelt; es wird nur nach der ausgeführten plastischen Rekonstruktion begreiflich. Wir geben die Beschreibung eines Modells, von dem ein Teil in unserer Figur dargestellt ist.

Das Becken ist asymetrisch in der Richtung der stärkeren Entwicklung der Maße des Knorpels auf der operierten Seite. Sei es, wie es will, es sind keine deutlichen Spuren der bei der Operation ausgeführten Durchschnitte des Beckens geblieben. Bei Vergleichung der beiden Hälften des Beckens kann man einen bedeutend grösseren Durchmesser der Hüftgelenkpfanne auf der operierten Seite konstatieren. Ebenso ist die bedeutende Vergrösserung des Oberschenkelköpfchens und die bedeutende Dicke des Oberschenkelknochens selbst, besonders in seinem distalen Ende, bemerkbar. Hier bildet er ein voluminöses Gelenkköpfchen, mit dem drei, anstatt zwei Knorpel artikulieren.

Auf der beigefügten Fig. 28 ist eine photographische Aufnahme des Wachsmodells eines Teils der freien Abschnitte der Extremität von hinten, mit dem distalen Ende des Oberschenkels anfangend und mit den Zehen schliessend, dargestellt. Zwei Knorpel a und b gehören einer Extremität an, und der dritte c, der von hinten herangeht, der anderen. Weiter kommt der Tarsus und die metatarsalen Knochen; in den letzteren ist die Verwachsung der Knochen der dritten Zehe der beiden Extremitäten vor sich gegangen; weiter folgen die Phalangen.

Wir wollen die Figur des Modells mit der Darstellung des äusseren Aussehens des Tieres vergleichen. I., II., III., IV. und V. Zehe sind auf der mehr entwickelten Extremität mit gleichen römischen Ziffern, auf beiden Figuren bezeichnet; umgekehrt, mit arabischen sind die Zehen des engeren, weniger entwickelten Beines bezeichnet. Die 5. rudimentäre Zehe der letzteren ist auf der Photographie des Modells nicht dargestellt (er befindet sich auf der anderen Seite und ist auf der Figur nicht sichtbar). Bei der Betrachtung des Modells von unten, wie das auf der Figur dargestellt ist, können wir folgende Knorpel des Tarsus, die der unteren Extremität angehören, auseinanderhalten; in der unteren proximalen Reihe die Ossa tibiale T und fibulare F; das letztere verwächst scheinbar mit einem von den tarsalen Knochen der anderen Extremität; weiter kommt das Intermedium Int., dann folgt Os centrale „Cent." und die distale Reihe der Knochen des Tarsus 1, 2, 3, 4 und 5.

An dieser Seite ist ein überzähliger Knorpel x, der dem Tarsus der anderen Extremität angehört, vorhanden; dieser letztere ist (siehe Figur des Modells), wie schon erwähnt, an der hinteren Seite der beschriebenen Extremität gelegen; ihr Unterschenkel besteht aus einem ziemlich breiten und massiven Knorpel c, der scheinbar aus zweien zusammengewachsen ist; mit seinem Ende schiebt dieser Knochen die Knochen des Tarsus und des Unterschenkels auseinander und artikuliert mit drei Knorpeln des Tarsus. Bei Betrachtung der umgekehrten Seite des Modells können wir noch drei Knorpel zählen, zwei in der oberen und einen in der unteren Reihe, die der rudimentären Extremität angehören.

Um die Orientierung nach den beigelegten Figuren zu erleichtern, lege ich folgende Tabelle bei:

	1. Extremität (besser entwickelt)	2. Extremität
Oberschenkel	gemeinsam	
Unterschenkel	2 Knorpel	1 Knorpel
Tarsus, proximale Reihe	3 „	2 „
Tarsus, distale „	4 „	2 „
Metatarsus	I, II, IV, V	2 „
Metatarsus	III gemeinsam (verwachsen)	
Zehen	5 Knorpel, 3; 1 an ihnen rudimentär.	

Schluss und Übersicht der Literatur.

In der Natur beobachtet man die Bildung von überzähligen Extremitäten bei Amphibien scheinbar am häufigsten. Diese Fälle des Auftretens von überschüssigen Bildungen erklärten Tornier und Barfurth durch eine Spaltung der embryonalen Anlagen in einer frühen Periode des Lebens dieser Tiere, was auch durch Experimente, die seit 1894 begonnen sind, bewiesen wurde.

Nach dem Erhalten von überschüssigen Teilen der Extremitäten (Polydactylie) auf experimentellem Wege durch Barfurth beim Axolotl und Piana beim Triton und nach den Versuchen von Giard kommt eine Reihe von Arbeiten von Tornier, bei denen überschüssige Zehen und verdoppelte Extremitäten, bei Amphibien (Triton) nach verschiedenen, oft sehr komplizierten Operationen erhalten wurden. Besonderes Interesse bietet eine von den letzten experimentellen Arbeiten von Tornier.[1]) Dieser Autor bekam überzählige Beckengürtel bei Pelobates beim Durchschneiden der Anlage der hinteren Extremitäten zu einer Zeit des Lebens der Kaulquappe, in der diese Anlagen das Aussehen von kegelförmigen Verdickungen hatten, die noch nicht angefangen haben, sich zu den Extremitäten zu verlängern.

Nicht weniger interessant durch die Art und Weise der Experimente sind die Arbeiten von Braus[2]) mit Transplantation der vorderen und hinteren Extremitäten bei den Larven des Bombinators. Bei seinen Experimenten nahm der Autor bei einem Individuum die Anlagen der Extremitäten, die noch nicht begonnen hatten, sich zu differenzieren, und heilte sie einem anderen an verschiedenen Stellen ein, an der Basis des Schwanzes oder auf dem Kopfe (ventral im Verhältnis zum Auge). In den gelungenen Fällen der Transplantation fuhren die Extremitäten fort, sich weiter zu entwickeln, indem sie ein gut ausgeprägtes Skelett und Finger ergaben.

Als Grundlage meiner folgenden Auseinandersetzungen nehme ich die beiden Arbeiten von Braus und Tornier.

Ich beginne mit Besprechung der Transplantationsversuche von Braus. Die von dem mütterlichen Boden getrennten

[1]) Tornier. An Knoblauchkröten experimentell entstandene, überzählige Hintergliedmaßen. Arch. f. Ent.-Mech. 1906. Bd. XX.

[2]) Braus. Einige Ergebnisse der Transplantation von den Organanlagen bei Bombinatorlarven. Verhandlungen der Anat. Gesellschaft 1904.

Anlageknospen der vorderen oder hinteren Extremität haben keine Muskeln, kein Skelett, und nur die Anlagen der Nerven und Gefässe; die ganze übrige Anlage besteht aus mesodermalen Zellen. Die dann am fremden Organismus angeheilte Anlageknospe verhält sich wie ein Parasit, lebt ihr eigenes Leben, wächst und entwickelt sich weiter, indem sie selbständig die verschiedenen Organe bildet. Den Prozess der Anheilung selbst stellt sich Braus in der Weise vor, dass zuerst die Blutkörperchen erscheinen, dann teilweiser Blutkreislauf in den neugebildeten Gefässen eintritt und schliesslich Vereinigung des Gefässsystems des anheilenden Organs mit dem gemeinsamen Blutkreislaufsystem. In dieser Weise bilden sich die Wege, auf denen die Lieferung der zur Entwicklung der Organe nötigen Stoffe beginnt. Dabei tritt in der ersten Zeit eine Verlangsamung in der Entwicklung der verpflanzten Extremitäten ein.

Ungefähr ähnliche Prozesse könnten auch bei meinen Operationen stattgefunden haben (Versuche I—V) bei den Durchschneidungen der Anlageknospen mit einem Schnitt, der parallel dem Enddarm der Kaulquappe geht; dabei geht die Trennung des hinteren Teils der Extremität von der gemeinsamen Masse des Rumpfes vor sich; alle Weichteile, Blutgefässe, Nerven werden dabei durchschnitten; der abgetrennte Teil der Anlage gerät auf diese Weise sofort in andere Bedingungen, betreffend die Lieferung der zur weiteren Entwicklung nötigen Stoffe und die Abführung der Stoffwechselprodukte; es wird zwar keine vollständige Analogie vorhanden sein, denn im zweiten Fall besteht ein verhältnismässig rasches Zustandekommen des aller Wahrscheinlichkeit nach noch teilweise kollateralen Blutkreislaufes - Lymphabflusses und die Fortsetzung der Entwicklung der abgeschnittenen Hälfte der Knospe ist mit geringerer Verlangsamung, als in den Versuchen von Braus, möglich. Nach dem kurzen Stillstand in der Entwicklung tritt die Differenzierung dieses Teiles der Anlage in ein ganzes Becken.

Was geschieht aber mit der anderen Hälfte der Anlage der Extremität, die beim Kopfende geblieben ist? Nach einer kurzen Verzögerung in der Entwicklung geht eine Abrundung der zurückgebliebenen Masse der Anlage vor sich, eine Zunahme der Knospe in der Länge, die Herstellung des abgeschnittenen Teiles des Beckens und die weitere Entwicklung der normalen

Extremität. Hier geht dieser Prozess mit bedeutend geringerer Verzögerung als im hinteren Abschnitte der Anlage der Extremität vor sich.

Genau ebenso ging in den Versuchen von Tornier mit Durchschneidung der Anlageknospen der hinteren Extremitäten in zwei Teile, sodass aus einem die Regeneration der normalen hinteren Extremität vor sich ging und aus dem anderen das ganze überzählige Becken mit zwei Extremitäten sich entwickelte.

In den Auseinandersetzungen von Tornier hinsichtlich der vor sich gegangenen Regenerationen sind jedoch Sätze, denen man nur schwer zustimmen kann; der Autor nimmt an, dass aus dem bei der Operation abgeschnittenen oberen Teile der Anlage der Beckenhälfte zu der Zeit, wo die Darmbeinflügel sich noch nicht entwickelt haben, aus zwei Knorpelkernen (ein Sitz- und Darmbeinstück) sich je eine überzählige Beckenhälfte, folglich ein überzähliges Becken, regeneriert, während der untere Abschnitt nun das von ihm verlorene, d. h. die normale Hälfte des Beckens regeneriert.[1]) Eine solche Deutung erschien mir auch früher etwas gekünstelt. Jetzt aber besteht für mich kein Zweifel mehr, dass die Regeneration des überzähligen Beckens überhaupt aus einem Teil der Anlage der Extremität, die von dem Körper des Tieres isoliert wurde, vor sich geht, unabhängig davon, ob dieser isolierte Teil von dem vorderen oder hinteren, oberen oder unteren Teil der Anlage stammt.[2]) Man kann annehmen, dass der isolierte Teil des Körpers, die Anlage der Extremität, dabei von der korrelativen Wirkung der umgebenden Teile des Körpers befreit wird, genau so wie in den Versuchen von Braus, das gereizte isolierte Organ, die Extremität, nach dem erfolgten Prozess der Anheilung und eingetretenen Verbindung des Blutkreislaufsystems anfängt, weiterzuwachsen und die einzelnen Teile zu regenerieren, d. h. nach dem Mittelpunkt und der Peripherie zu wachsen. Eine Folge davon ist die Bildung eines ganzen überzähligen Beckens mit zwei Extremitäten. Es ist möglich, dass in jeder Anlage der Extremität die differenzierenden und formbildenden Kräfte nicht

[1]) Tornier, Arch. f. Entw.-Mech. XX. S. 81—82.

[2]) Bei meinen Versuchen hat sich das Becken immer aus dem hinteren Abschnitt entwickelt. Bei der Fortsetzung meiner Versuche im Laufe dieses Sommers habe ich die überzähligen Teile auch aus dem isolierten unteren Abschnitt der Anlage bekommen

nur für eine Extremität vorhanden sind, sondern auch für das ganze Becken, wie das z. B. in den Blastomeren der Eizellen bemerkbar ist, die, wenn sie getrennt werden, befähigt sind, Ganzbildungen zu erzeugen; bei normalen Bedingungen entwickelt die linke Furchungszelle sich zur linken Hälfte des Körpers des Embryos nur deswegen, weil sie in gewissen Beziehungen zur rechten Furchungskugel steht.[1])

Der vordere Abschnitt der Anlageknospe regeneriert bei Anwesenheit des kontrollierenden Einflusses der umgebenden Teile zweckmässig nur die abgeschnittenen Teile, d. h. nur eine Extremität und eine Hälfte des Beckens.[2])

Die Fälle der überzähligen Entwicklung der hinteren Extremitäten bei den freilebenden Amphibien werden sehr oft von einer deutlichen Entwicklung der überzähligen Becken begleitet, die einmal gut differenziert und ganz von den normalen abgetrennt, öfters aber rudimentär und mit den normalen Becken verwachsen sind.

Von den Arbeiten über solche überzählige Bildungen halte ich es für nötig, auf folgende, mir bekannte Literatur hinzuweisen.

Van-Denn beschreibt einen Frosch mit den vier hinteren Extremitäten und einem teilweise verdoppelten Becken. Lünel beobachtete eine dreifache Scapula mit drei dazu gehörigen Extremitäten, wie auch ein doppeltes Becken mit den entsprechenden, peripheren Teilen.[3])

Barfurth gibt weiter die Beschreibung eines Triton mit zwei normalen, vorderen Extremitäten, und einer überzähligen, fünfzehigen, bei einfachem Schultergürtel. Tornier fand einen Frosch mit zwei überschüssigen vorderen Extremitäten und einem überzähligen rudimentären Schultergürtel, sowie eine Kröte (Pelobates) mit zwei überschüssigen, hinteren Extremitäten und einem überzähligen Becken. Bender hat einen Frosch beschrieben, bei dem die Regeneration der hinteren, überschüssigen

[1]) O. Hertwig: Allgemeine Biologie 1906, S. 511.

[2]) Selbstverständlich kann auch irgend eine andere Deutung der vor sich gehenden Prozesse gegeben werden, aber die Tatsache, dass das überzählige Becken sich aus dem isolierten Teil der Anlage entwickelt, bleibt immer bestehen.

[3]) Die Angaben, die die zwei letzteren Autoren betreffen, sind von Bender übernommen.

Extremität von der normal entwickelten Hälfte des Beckens ausging. Diese Extremität ging von hinten ab, von der Gelenkpfanne, die sich zwischen Proc. superiores und Spina pelvis posterior befindet. Schliesslich verweise ich auf eine Arbeit von Reichenow, der bei Fröschen, die aus künstlich befruchteten Eiern in Kulturen gezüchtet wurden, einige Tiere mit abnormen Beinen fand; eines von diesen hatte zwei Becken, beide gleich gut entwickelt, und eines vor dem anderen gelegen, vier Extremitäten, von denen das hintere Paar besser entwickelt war. Weiter wurde von Woodland ein Frosch gefunden mit zwei neugebildeten, unvollständig entwickelten hinteren Extremitäten, die miteinander am Oberschenkel verwachsen waren; ein Becken fehlt oder ist nicht entwickelt. Dieses junge Gebilde ist von dem Rumpf isoliert, indem es sich mit ihm durch ein Band, das aus Haut und Muskeln besteht, verbindet.

Ich kehre zu meinen Versuchen zurück. Die Mehrzahl der Operationen wurde an älteren Larven ausgeführt, deren Extremitäten sich im Stadium der in die Länge auswachsenden Knospen befanden; die ältesten der von mir operierten Kaulquappen hatten sogar ein differenziertes, knorpeliges Becken; im letzteren Falle erreichten die Extremitäten im Moment der Operation ziemlich beträchtliche Dimensionen. In allen gelungenen Operationsfällen haben sich bei den jüngeren Kaulquappen die gleichen Superregenerationen ergeben, wie auch bei Tornier; nur waren bei den älteren Tieren das neu gebildete Becken und Teile der freien Abschnitte der neuregenerierten Extremitäten stark reduziert und oft so verunstaltet, dass sie kaum noch wiedererkannt werden konnten.

Es liegt hier nahe, einen Vergleich zwischen einigen Superregenerationen, die experimentell erhalten wurden, und den in der Natur beobachteten Fällen, zu machen. Dem von Reichenow beschriebenen Frosch mit gut entwickeltem, überzähligen Becken kann man noch viele Fälle von den Versuchen Torniers gegenüberstellen. Weiter kann man mit der von Woodland (s. oben) beobachteten sonderbaren Missbildung, in der Becken und hintere Extremitäten verwachsen waren, mit Fall 11 in meinen Experimenten vergleichen. Der von Barfurth beschriebene Frosch entspricht vollständig unserem Triton und dem Frosch Nr. 22, mit dem Unterschied, dass bei unseren Objekten eine Verwachsung der Extremitäten in den oberen freien Abschnitten eintrat.

Wodurch kann ein solcher Unterschied in der Entwicklung der überzähligen Becken bedingt sein, warum ergibt sich in einem Fall ein mehr entwickeltes Becken und im anderen ein sehr schlecht ausgeprägter Beckengürtel und sehr wenig entwickelte Extremitäten? Das kann man scheinbar nur dadurch erklären, dass eine undifferenzierte Anlage und eine solche, die sich zu differenzieren begonnen hat, eine verschiedene prospektive Potenz zur Fortsetzung ihrer Entwicklung besitzt. Auf Grund meiner Beobachtungen komme ich zu den gleichen Schlüssen, zu denen auch Schaper in seinen Froschexperimenten gelangt ist, dass nämlich die Entwicklung der einzelnen Teile in einem frühen Alter ihres embryonalen Lebens nach dem ursprünglichen Plan der Selbstdifferenzierung vor sich geht. Im mehr erwachsenen Zustand soll diese Fähigkeit schwächer werden. Aus der Literatur ist bekannt (Schaper, Goldstein, Braus u. a.), dass die Entwicklung des Skeletts und die Regeneration in einem frühen Lebensalter unabhängig vom Nervensystem und von den Muskeln erfolgt, und dass, wie das Skelett, so auch die Muskeln sich selbstständig entwickeln. Wenn dem so ist, so macht die Anlage der Extremität bei den Operationen im jüngsten Alter einen verhältnismässig kurzen Weg der Entwicklung durch, und man kann auf eine ganz vollständige Regeneration rechnen. Je später wir die Operation machen, desto geringere prospektive Potenz besitzen die isolierten Teile, und so können sie sich bei ihrer Entwicklung bedeutend weniger als im ersten Fall differenzieren.

Unsere theoretischen Erwägungen entsprechen so gut wie möglich den tatsächlichen Befunden. Die im jungen Alter operierten Kaulquappen geben am öftesten die differenzierten, überzähligen Becken, mit vollständig entwickelten Extremitäten; umgekehrt sind bei älteren Tieren die neugebildeten Teile mehr reduziert. Das gleiche muss man auch von den Extremitäten sagen, die an Stelle der natürlichen Beine regeneriert wurden. Endlich, wenn wir die am meisten erwachsene, aber zur Regeneration noch fähige Kaulquappe betrachten, so erhalten wir die stark reduzierten, wenig ausgeprägten Neubildungen.

So haben wir im Fall, der dem Nr. 11 ähnlich ist, den Anfang der Entwicklung der neuen Extremität im hinteren Abschnitt ohne jede Hindeutung auf die Differenzierung des Beckengürtels.

Im Fall 17 ergibt sich ein deutlich bemerkbares, wenngleich ebenfalls stark reduziertes Becken. Angesichts dessen, dass die Operation spät ausgeführt wurde, nachdem schon die knorpeligen Darmbeine mit ihren Flügeln vorhanden waren, ging die Regeneration keineswegs energisch vor sich; nach den ungeheilt gebliebenen Spuren der Operation kann man sich orientieren und vorstellen, wie die Schnitte gingen; auf dem Wachsmodell (Fig. 20) sieht man, dass an der rechten Seite nur ein geringerer Teil des Darmbeinflügels abgeschnitten wurde, und dass deshalb keine Regeneration der neuen Teile erfolgte; auf dem rechten aber wurde ein bedeutend grösserer Teil des Knorpelgürtels abgeschnitten; er wurde auch vom Rumpf viel vollständiger isoliert; infolgedessen hat auch die Regeneration stattgefunden.

Zu den Umständen, die die erhaltenen Bilder der Regeneration stark maskieren, muss man auch die Verwachsung der neugebildeten Knorpel miteinander und mit den normalen Extremitäten hinzurechnen. Die Verwachsung geschah am häufigsten bei Operationen von älteren Kaulquappen, und geht öfters in den oberen Abschnitten der Extremitäten und im Becken vor sich.

Als begünstigend erscheint die Abwesenheit von selbständiger Tätigkeit der Extremität. Zwei Extremitäten, von denen jede ihre selbständige Bewegung besitzt, können nicht vollständig miteinander verwachsen. Durch die mehr oder weniger grosse Bewegung der Knochen und das Fehlen der drückenden Wirkung des Schwanzes kann man die geringere Zahl der Verwachsungen im Unterschenkel und im Fuss erklären.

Ich gehe nun zur Diskussion der Operation bei Fröschen über, bei denen die Schnitte parallel der Länge des Körpers ausgeführt wurden.

Wie aus dem ersten Kapitel (Methodik) der gegenwärtigen Arbeit bekannt ist, wurden dieser Operation nur die älteren Kaulquappen unterworfen. Bei den Schnitten, die oberhalb der unbeschädigt gebliebenen Extremitäten ausgeführt wurden, ging der untere Teil des Beckens zu der ventralen, der obere, aus Os ilei und einem Teil des Os pubis bestehend, zur dorsalen Seite des Abschnittes.

Die beiden getrennten Teile der Anlage fangen an, die fehlenden Teile zu regenerieren; der obere Abschnitt regeneriert vor allem Acetabulum und Oberschenkel; bei weiterem Wachstum

treffen die beiden sich regenerierenden Teile zusammen und verwachsen; eine Folge davon ist ein asymetrisches Becken und auch zwei verwachsene Extremitäten.

Ähnlich verhält es sich bei der an Tritonlarven ausgeführten Operation.

Zusammenfassung der Ergebnisse:

1. Durchtrennt man die embryonale Anlage der hinteren Extremität bei der Kaulquappe des Frosches durch einen Schnitt in zwei Teile, der von unten nach oben, parallel mit dem Enddarm geht, und zwar unter Durchschneidung der betreffenden Blutgefässe, Nerven und überhaupt aller Weichteile, so entwickeln sich in den günstigen Fällen aus dem hinteren Abschnitt, der an das Schwanzende des Körpers anwächst, überzählig ein Becken und Extremitäten.

   Der vordere Teil des Abschnittes aber dient dadurch, dass er an das Kopfende des Rumpfes anwächst, zur Herstellung der natürlichen Extremität und Regeneration des abgeschnittenen Teiles der Beckenanlage.

   Bei günstig verlaufenden Schnitten, die durch zwei Anlageknospen gehen, können zwei überzählige Becken erhalten werden.
2. Diese Superregenerationen können sowohl bei jungen Kaulquappen zu der Zeit, wo die Extremitätenanlage erst sich zu entwickeln anfängt, als bei älteren vor sich gehen.
3. Bei Kaulquappen in dem Entwicklungsstadium des knorpeligen Beckens, mit entwickeltem Acetabulum und deutlich ausgeprägten knorpeligen Flügeln der Darmbeine, mit entwickelten freien Abschnitten der Extremitäten können die superregenerierten Extremitäten und sogar das Becken erhalten bleiben, aber nur in stark reduzierter Form.
4. Die sich regenerierenden überzähligen Teile können verwachsen, was am häufigsten in der Gegend des Beckens und der oberen freien Abschnitte der Extremitäten beobachtet wird, wodurch das Bild der vor sich gegangenen Regenerationen stark verändert wird.

5. Bei günstigen Regenerationsfällen resultiert bei Durchschneidung der noch nicht differenzierten Anlage der hinteren Extremität ein ganzes, mehr oder weniger normal entwickeltes Becken; bei Operation in einem späteren Stadium sind gewöhnlich die sich regenerierenden Becken stark reduziert.

6. Was die freien Abschnitte der superregenerierenden Extremitäten betrifft, so unterliegen auch sie oft der Reduktion, am meisten bei den Fröschen, die im etwas älteren Stadium operiert wurden.

7. Ob die Regeneration des normalen Beckens und der Extremitäten aus dem vorderen Abschnitt der Anlage bei den oben bezeichneten Operationen mehr oder weniger vollständig vor sich geht, ist von dem Alter der Kaulquappen zur Zeit der Operation, sowie von der Quantität der abgeschnittenen Masse der Beckenanlage abhängig. Eine nicht geringe Rolle spielen auch andere Bedingungen, z. B. die Temperatur des Wassers, wahrscheinlich auch die Fütterung etc.

8. Die bei einer Operation im späteren Stadium von der Anlage des Beckens abgeschnittenen hinteren Extremitäten, die sich schon zu entwickeln angefangen haben, entwickeln sich gewöhnlich auch gut weiter. Ihre Tätigkeit ist aber stark abgeschwächt.

9. Bei einer zweiten Art von Operationen, die bei älteren Kaulquappen der Frösche (s. § 3) sowie auch bei vollständig erwachsenen Tritonen ausgeführt wurden, wurde der Schnitt durch das Acetabulum parallel der Länge des Tierkörpers geführt; dabei machte jeder von den abgetrennten Teilen des Beckens einen Ansatz zur Herstellung der abgeschnittenen Teile und selbstverständlich des Acetabulums durch. Beide sich regenerierenden Teile stossen bei ihrer weiteren Entwicklung aneinander und verwachsen miteinander; als Resultat erhält man ein asymetrisch gebautes Becken, zwei Hüftgelenkpfannen und zwei Extremitäten, die gewöhnlich später miteinander verwachsen.

10. Wenn bei den jüngeren Kaulquappen mit unentwickelten oder wenig differenzierten Anlageknospen die Schnitte der Länge des Körpers parallel geführt wurden, so regeneriert jeder abgetrennte Teil der Anlage (der obere und der untere) nur je eine Extremität. Die Ergebnisse dieser Operationsmethode werden aber zurzeit noch genauer untersucht.

Literaturverzeichnis.

Barfurth, D.: Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmaßenteile (Polydactylie) bei den Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech., 1894.

Derselbe: Sind die Extremitäten der Frösche regenerationsfähig? Arch. f. Entw.-Mech., 1894.

Derselbe: Ein Triton mit einer überschüssigen fünfzehigen Vordergliedmaße. Verh. d. Anat. Gesellsch. Strassburg 1899.

Derselbe: Ist die Regeneration vom Nervensystem abhängig? Verh. d. Anat. Gesellsch., 1901.

Derselbe: Die Erscheinungen der Regeneration bei Wirbeltierembryonen, 1903. Handbuch zur vergl. und experimentellen Entwicklungslehre, Bd. III. Jena 1906.

Derselbe: Regeneration und Involution. Ergebnisse d. Anatomie und Entwicklungsgesch. Merkel-Bonnet 1891/1906.

Bender: Zur Kenntnis der Hypermelie beim Frosch. Morphol. Jahrb., 1906.

Derselbe: Nachtrag zu meiner Abhandlung: Zur Kenntnis der Hypermelie beim Frosch. Ebenda.

Byrnes: On the regeneration of limbs in frogs after the exstirpation of limbrudiments. Anat. Anz., Bd. 15, 1898.

Braus: Versuch einer experimentellen Morphologie. Münch. Medizinische Wochenschr., 1903.

Derselbe: Einige Ergebnisse der Transplantation von Organanlagen bei Bombinatorlarven. Verhandl. der Anat. Gesellsch, 1904.

Derselbe: Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anat. Anz., Bd. 26, 1905.

Derselbe: Gliedmaßenpfropfung und Grundfragen der Skelettbildung. Morphol. Jahrb., Bd. XXXIX., 1909.

Derselbe: Ist die Bildung des Skelettes von den Muskelanlagen abhängig? Morphol. Jahrb., Bd. XXXV, 1906.

Derselbe: Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelettes, 1904. Handbuch von O. Hertwig. Bd. III. Jena 1906.

Giard: Polydactylie provoquée chez Pleurodeles Waltlii Michahelles. Comptes rendus h. Soc. Biol. Paris 1895.

Goldstein: Kritische und experimentelle Beiträge zur Frage nach dem Einfluss des Zentralnervensystems auf die embryonale Entwicklung und die Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XVIII, 1904.

Gaupp: Anatomie des Frosches. Braunschweig 1896.

Gegenbaur: Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1864.

Goette: Über Entwicklung und Regeneration des Gliedmaßenskelettes der Molche. Leipzig 1879.

Hansen: Untersuchungen über die Gruppe der Bindesubstanzen und Hyalinknorpel. Anatom. Hefte von Merkel und Bonnet, Nr. 27.

Hertwig, O.: Allgemeine Biologie, Kap. 22—25. Jena 1906, III. Aufl., 1909.

Spencer, Herb.: Die Prinzipien der Biologie, Bd. I, Kap. III, § 65. Stuttgart 1876.

Tornier, G.: Über eine experimentell erzeugte Doppelgliedmaße. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. naturf. Freunde. Berlin 1896.

Derselbe: Über Hyperdactylie, Regeneration und Vererbung. Mit Experimenten. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. III und IV, 1896.

Derselbe: Über Operationsmethoden, welche sicher Hyperdactylie erzeugen, mit Bemerkungen über Hyperdactylie und Hyperpedie. Zool. Anz. 1897.

Derselbe: Über experimentell erzeugte dreischwänzige Eidechsen und Doppelgliedmaßen von Molchen. Zool. Anz. 1897.

Derselbe: Ein Fall von Polymelie beim Frosch mit Nachweis der Entstehungsursachen. Zool. Anz. 1898.

Derselbe: Neues über natürliches Entstehen und experimentelles Erzeugen überzähliger und Zwillingsbildungen. Zool. Anz., Bd. XXIV, 1901.

Derselbe: An Knoblauchkröten experimentell entstandene überzählige Hintergliedmaßen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XX, 1906.

Reichenow: Beispiele von Abweichungen in der Zahl der Hintergliedmaßen bei Rana esculenta. Zool. Anz., Bd. XXXII, 1908.

Schapper: Experimentelle Studien an Amphibienlarven. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VI, 1898.

Tschernoff: Zur Embryonalentwicklung der hinteren Extremitäten des Frosches. Anat. Anz. 1907.

Woodland: Curious Instance of Polymely in the Common Frog. Zool. Anz., Bd. XXXII, 1908.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XXII—XXIV.

Die vorliegenden Darstellungen der Regenerationen der Extremitäten bei den Kaulquappen und beim Triton sind im Moment der Fixation der Tiere gezeichnet, alle Darstellungen sind ungefähr viermal vergrössert.

A. Tiere, bei denen die Durchschneidung der Anlageknospen oder des schon entwickelten Beckens parallel dem Enddarm ausgeführt ist.

Fig. 1. Kaulquappe von R. temporia (Fall 1) mit den unvollständig hergestellten natürlichen Extremitäten e und f, und den neuregenerierten a, b, c.

Fig. 2. Plastisch rekonstruiertes Becken (photographische Aufnahme) und ein Teil der freien Abschnitte der Extremitäten von derselben Kaulquappe.

Fig. 3. Kaulquappe der R. temporaria (Fall 2) mit der neugebildeten, überzähligen Extremität.

Fig. 4. Plastisch rekonstruiertes Becken der Kaulquappe (photogr. Aufn.), die in der vorigen Figur abgebildet worden ist.

Fig. 5. Kaulquappe der R. temporaria (Fall 3); die Knospe a, die neue Extremität regenerierend und b, die sich neubildenden, überzähligen Teile.

Fig. 6. Kaulquappe der R. temporaria (Fall 4), die der vorhergehenden ähnlich ist. Im Moment der Operation waren vorhanden: die sich schon entwickelte Extremität b, die bei der Operation zusammen mit einem Teile abgetrennt worden ist.

Fig. 7. Kaulquappe der R. temporaria (Fall 5); die Knospe a, die natürliche Extremität regenerierend, b, die überzähligen Teile.

Fig. 7¹. Dasselbe Tier im Anfang der Entwicklung der Regeneration.

Fig. 8. Kaulquappe von R. temporaria (Fall 6). a = die normale linke Extremität, d = die unvollständig entwickelte, sich regenerierende rechte, natürliche Extremität, b und c = zwei unvollständig entwickelte Extremitäten des sich regenerierenden überzähligen Beckens.

Fig. 9. Frosch R. temporaria (Fall 7). b = unvollkommen entwickelte Extremität, die der Lage nach der normalen Extremität der rechten Seite entspricht; a = die natürliche Extremität, die bei der Operation zusammen mit einem Teil des Beckens abgetrennt worden ist, letzteres sich nachher nicht vollständig regeneriert hat.

Fig. 10. Frosch R. temporaria (Fall 8); a = die natürliche Extremität; b = die rudimentäre, überzählige, mit der vorhergehenden verwachsen.

Fig. 11. Kaulquappe von R. esculenta (Fall 9). Auf der Figur sind 2, an der Basis miteinander verwachsene, überzählige Extremitäten a und b dargestellt.

Fig. 12. Dasselbe Tier. Halbschematische Darstellung des Beckens nach der Methode von Kastschenko rekonstruiert.

Fig. 13. Kaulquappe der R. esculenta (Fall 10); a und b = zwei linke, an der Basis miteinander verwachsene Extremitäten.

Fig. 14. Halbschematische Darstellung des Beckens, das nach Kastschenko rekonstruiert worden ist. A das neugebildete, reduzierte Becken; a und b, zwei Oberschenkel (a = der normale, b = der überzählige). Der Flügel des Darmbeins der normalen Hälfte des Beckens ist auf der Figur nicht sichtbar.

Fig. 15. Kaulquappe R. esculenta (Fall 11); a = die sich regenerierende, rechte, natürliche Extremität; b und c = zwei überzählige Füßchen.

Fig. 16. Dieselbe Kaulquappe. Die Darstellung des Wachsmodells. A = die knorpeligen Ossa metatarsi, der grösseren Extremität b; B = Metatarsi der kleineren (es ist nur der Anfang der Verknorpelung der zwei Zehen vorhanden). Alle übrigen Knorpel der freien Abschnitte der Extremitäten und des Beckens sind reduziert und miteinander verwachsen.

Fig. 17. Kaulquappe von R. esculenta (Fall 13); a = unvollständig entwickelt, sich regenerierende natürliche Extremität; b = embryonale, und c = entwickelte Extremität; die beiden letzteren gehören dem sich neu regenerierenden Becken an.

Fig. 17$_1$. Gleiche Veränderungen, aber mehr ausgebildet, bei Kaulquappe Nr. 14.

Fig. 18. Kaulquappe von R. esculenta (Fall 15). Rekonstruktion nach Kastschenko: der dem Becken anliegende Teil, sowie dieses halbschematisch. Der Knorpel a, die sich regenerierende Extremität; b, die abgeschnittenen und sich weiter entwickelnden freien Abschnitte der Extremität.

Fig. 19, 20 und 21. R. esculenta (Fall 17). Auf der ersten Figur ist das äusserliche Aussehen dargestellt, auf der zweiten die Darstellung des Wachsmodells (photographische Aufnahme) des Beckens und eines Teiles der Extremitäten, auf der dritten, Schema der Lage des Beckenskeletts und der Teile der freien Abschnitte der Extremitäten.

Auf allen Figuren: a = reduzierte linke Extremität, die sich an Stelle der abgeschnittenen, normalen entwickelt; d = die gleiche rechte; b = unvollständig entwickeltes, neuregeneriertes Füßchen, c und e = die sich weiter entwickelten, natürlichen Extremitäten, die bei der Operation samt einem Teil des Beckens abgeschnitten wurden. Im Schema sind die natürlichen Teile des Skeletts weiss, die sich neuregenerierenden dunkel dargestellt.

Fig. 22. R. esculenta (Fall 18); a und b = die unvollständig regenerierten Extremitäten, an Stelle der normalen abgeschnittenen, die, nachdem sie von dem Becken getrennt war, ihre Entwicklung weiter fortsetzten.

B. Tiere, bei denen die Beckenanlage parallel der Länge des Körpers durchschnitten wurde.

Fig. 23 u. 24. Kaulquappen von R. esculenta (Fall 20); auf der ersten Figur sieht man, dass die linke Extremität zwei Oberschenkel hat (a und b), die miteinander verwachsen. Die gegenseitige Beziehung der zwei miteinander verwachsenden Knochen ist am deutlichsten auf der zweiten Figur sichtbar, der dunkler gefärbte Knorpel, der Oberschenkel der Extremität b, der helle Knorpel der Extremität a. (Die Figur ist 135 mal vergrössert.)

Fig. 25. Kaulquappe von R. esculenta (Fall 21); die fast normale linke Extremität hat an der Basis die junge Anlageknospe a. (Die Anlage der Extremität.)

Fig. 26. R. esculenta (Fall 22); auf der Figur sind zwei miteinander verwachsene Extremitäten dargestellt, die untere grössere, die sich aus dem unteren Teile entwickelt, und die kleinere aus dem oberen Teile der Beckenanlage.

Fig. 27. Triton cristatus. Wurde genau so wie die vorhergehenden Tiere operiert. Die linke Extremität besteht aus zwei miteinander verwachsenen Füßchen. A = Ansicht von unten. B = von hinten und oben.

Fig. 28. Darstellung des Modells. D = rekonstruiertes Skelett des linken Füßchens von Triton. (Photographische Aufnahme.)

Aus dem Anatomischen Institut in Kiel.

Über die Beziehungen der Filarmasse Flemmings zu den Fäden und Körnern Altmanns

nach Beobachtungen an Knorpel-, Bindegewebs- und Epidermiszellen.

Von

Dr. **N. Samssonow** aus St. Petersburg.

Hierzu Tafel XXV.

In seinem Buche „Zellsubstanz, Kern und Zellteilung" hat Flemming auf Grund von Untersuchungen an lebenden Zellen der Salamanderlarve die Lehre aufgestellt, dass das Zellprotoplasma sich in zwei verschiedene Bestandteile zerlegen lässt: einen stärker lichtbrechenden, in Gestalt von feinsten Fäden — die Filarmasse und eine sie trennende Zwischensubstanz — die Interfilarmasse. Die Fäden sind bald reichlicher, bald spärlicher, bald kürzer, bald länger, bald dünner, bald dicker. Dass sie schon in der lebenden Zelle zu Netzen verbunden sind, dafür hatte Flemming anfangs keinen Beweis gefunden; später aber hat er dieses als „durchaus wahrscheinlich" bezeichnet.

Der Flemmingschen Lehre trat diejenige Altmanns gegenüber, dem es gelang nach Reagentienwirkung in dem Zellplasma zahlreiche feine Körnchen, Granula, darzustellen. Diese Granula haben verschiedene Grösse in verschiedenen Zellen, können vereinzelt oder dicht nebeneinander liegen, mitunter vereinigen sie sich zu Fäden. Das Vorkommen von Fäden stellt Altmann also keineswegs für alle Fälle in Abrede, er deutet sie nur als Aneinanderreihungen von Granula oder als stäbchenförmige Auswachsungen derselben.

Flemming wollte gegenüber Altmann das Vorkommen und die biologische Wichtigkeit der Körnchen nicht anzweifeln, hielt sich aber nicht überzeugt, dass wo Altmannsche Färbungen lediglich eine Körnchenreihe zeigen, nicht auch noch ausserdem Substanz da sei, welche die Körner der Reihe nach zusammen-

hält, weil seine Beobachtungen an lebenden, wie ungefärbten Objekten für dies letztere zu sprechen schienen.

Eine Schwierigkeit für die Vermittlung beider Ansichten lag nach ihm darin, dass an manchen Objekten Altmanns die Menge und Verteilung der färbbaren Granula nicht den von ihm angenommenen Fadenwerken zu korrespondieren und zu gering zu sein schien, um sich mit diesen zu decken. An einer anderen Stelle, bei Besprechung der Fischerschen Kritik der Altmannschen Lehre, bemerkt Flemming: „Was die Altmannschen Körnchen betrifft, so habe ich mir ja selbst erlaubt, einen Zweifel zu äussern, ob wir sie als natürlich präformiert anzunehmen haben und für anderweite Zellstrukturen stets an dem Grundsatz festgehalten, dass man ihrer nur da ganz sicher sein kann, wo an der lebenden oder frischen Zelle sich ein deutlicher Ausdruck des durch Reagentien dargestellten ergibt, übrigens aber höchstens nach Analogie schliessen darf."

In den Samenzellen verschiedener Tiere haben wir, zuerst durch v. Brunn und durch v. la Valette St. George, Körner kennen gelernt, welche bei der Histogenese der Samenfäden eine wichtige Rolle spielen. Sie wurden von Benda als „Mitochondrien" bezeichnet. Benda zeigte, dass die gleichen Körner auch in verschiedenen anderen Gewebszellen des erwachsenen Organismus vorkommen.

Was nun die Altmannschen Granula anbetrifft, so ist Benda der Meinung, dass die Mitochondrien etwas anderes als diese seien, der Unterschied liege hauptsächlich in der Verteilung. „Bekanntlich umlagern die Altmannschen Körner die Protoplasmafäden allseitig in derartiger Anhäufung, dass Altmann die Fäden nur als Negativ der Körnungen ansah. Allerdings halte ich es nicht für ausgeschlossen, dass Altmann auch bisweilen meine Körner vor Augen hatte; so erinnern die von ihm beschriebenen Körneranordnungen der Leberzellen offenbar an die Fadenkörner. Die scharfe Unterscheidung der von mir gesehenen Körner gegen die Altmannschen liegt eben in ihren Beziehungen zu dem Fadenwerk des Zelleibes, welches auch nach meiner Auffassung (in Übereinstimmung mit Flemming) die Grundlage der Zelleibstruktur bildet." (Benda, Verh. d. physiol. Ges. zu Berlin, Februar 1899.) Jedoch will Benda hier und auch später keineswegs in Abrede stellen, dass auch Alt-

mann Mitochondrien vor Augen gehabt haben könnte. („Ich habe darauf wiederholentlich hingewiesen, dass Altmann wahrscheinlich bisweilen neben Sekretgranulationen auch Mitochondria zu Gesicht bekommen hat.“ Verh. d. physiol. Ges. zu Berlin, Dezember 1899.)

Meves fand sodann, dass Gebilde, welche sich mit den zur Darstellung der Mitochondrien geeigneten Methoden intensiv färben, bei jungen Embryonen in sämtlichen Zellen vorhanden sind. Sie erscheinen hier viel häufiger als Stäbe oder als mehr oder weniger lange, gewundene, glatte Fäden, die in ihrem ganzen Verlauf gleich dick sind. Diese Fäden und Stäbe wurden von Meves als „Chondriokonten“ bezeichnet. Mitochondrien und Chondriokonten fasste er unter dem gemeinsamen Namen „Chondriosomen“ zusammen.

Meves hat ferner gezeigt, dass die Chondriokonten der embryonalen Zellen den Fila Flemmings entsprechen. Die Körner sind nach Meves nur „eine andere Erscheinungsform der Fäden“. Meves hat weiterhin die Vermutung ausgesprochen, dass die Altmannschen Granula und Fäden mit Mitochondrien und Chondriokonten identisch sind.

Meine Aufgabe war nun, diese letztere Vermutung nachzuprüfen, d. h. das Verhältnis zwischen der Filarmasse Flemmings, bezw. den Mitochondrien und Chondriokonten einerseits und den Körnern und Fäden Altmanns andererseits einem näheren Studium zu unterwerfen, wobei ich mich speziell an das Flemmingsche Untersuchungsobjekt — die Salamanderlarve — gehalten habe.

Zur Darstellung der Filarmasse, bezw. der Mitochondrien und Chondriokonten habe ich die für letztere angegebenen Methoden benutzt: Fixierung mit modifiziertem Flemmingschen Gemisch, Färbung nach Meves mit Eisenhämatoxylin oder nach Benda mit Eisenalizarin und Krystallviolett.

Um das Reifen einer frisch bereiteten Hämatoxylinlösung zu beschleunigen, habe ich zu 100 ccm der Lösung 2,5 ccm Wasserstoffsuperoxyd hinzugefügt, wie es Mallory für seine Phosphorwolframhämatoxylinlösung empfohlen hat.

Das Differenzieren nach der Hämatoxylinfärbung, welches ich in einer 2,5 %igen Lösung von Eisenalaun vornehme, dauert durchschnittlich 4½ Minuten.

Die Altmannsche Methode besteht bekanntlich in folgendem. Fixierung sehr kleiner Stücke während 24 Stunden in einem Gemisch von gleichen Teilen einer 5%igen Lösung von Kaliumbichromat und einer 2%igen Lösung von Osmiumsäure. Auswaschen in fliessendem Wasser, steigender Alkohol, Xylol, Paraffin. Die aufgeklebten sehr dünnen Schnitte (1—2 μ nach Altmann, bei mir 3 μ bezw. 5 μ) werden nach Entfernung des Paraffins unter Erwärmen über freier Flamme bis zum Aufsteigen von Dämpfen mit folgender Farblösung behandelt: 100 ccm einer kalt gesättigten und filtrierten Lösung von Anilin in Wasser, in der 20 Gramm Säurefuchsin aufgelöst werden müssen. Nach dem Erkalten des Objektträgers spült man den Farbstoff mit einer Pikrinsäurelösung ab, die man durch Vermischen eines Volumens konzentrierter Pikrinsäurelösung in absolutem Alkohol mit zwei Volumina Wasser hergestellt hat. Darauf giesst man eine neue Portion der Pikrinsäurelösung auf den Objektträger und differenziert in der Wärme (im Paraffinofen) 30—60 Sekunden. Sodann abspülen mit Alkohol; Xylol, Balsam.

Das Differenzieren in der Wärme hat mir nun aber keine guten Resultate gegeben, da es zu stürmisch verläuft. Deshalb ziehe ich vor es kalt vorzunehmen (in 2—3 Gläsern mit Differenzierungsflüssigkeit nacheinander); die zum Differenzieren nötige Zeit beträgt bei meinem Objekt nicht mehr als zirka 45 Sekunden.

Die Zellen, die ich zum Gegenstand meines Studiums gemacht habe, gehören zu denjenigen, welche von Flemming frisch untersucht worden sind: es sind Knorpelzellen, Bindegewebszellen und Hautepithelzellen der Salamanderlarve.

Flemming bezeichnet die Knorpelzellen der Kiemenleiste der Salamanderlarve als das sicherste und beste Objekt, an dem Protoplasmastrukturen im lebendigen Zustand studiert werden können. „Der Zellkörper ist durchzogen von ziemlich stark lichtbrechenden Fäden, von weniger als 1 μ Durchmesser und gewundenem Verlauf; sie sind meistens um den Kern dichter angeordnet und zugleich mehr wellig verschlungen; in Zellen, die den Oberflächen der Knorpel nahe liegen, vielfach im ganzen konzentrisch zum Kern angeordnet, wie ich es früher beschrieb; in der Mitte der Knorpel aber meist ohne solche Regel der Anordnung .... Die Peripherie der Zelle wird bald von Fäden

ganz oder fast freigelassen, bald auch nicht, zuweilen sind sie hier selbst recht dicht.“ (Flemming.)

Präparate, die nach Flemming fixiert und mit Eisenhämatoxylin tingiert sind, zeigen ein der Flemmingschen Beschreibung vollkommen entsprechendes Bild (Fig. 1), worauf schon Meves hingewiesen hat.

Was nun die Altmannschen Präparate (Fig. 2) betrifft, so muss ich bemerken, dass sehr viele Knorpelzellen nach dieser Behandlung mehr oder weniger geschrumpft aussehen; das Protoplasma umhüllt schwammartig den Kern und die meisten Fäden haben sich zu Kugeln verdickt. An den intakten Zellen aber gleicht das Bild genau dem von Flemming beschriebenen und demjenigen, welches die Chondriosomenmethoden zeigen. Nur möchte ich in betreff der Fäden bemerken, dass sie nicht spitz auslaufen, wie es Flemming auf seiner Tafel abbildet, sondern überall gleich dick sind.

Die Bindegewebszellen wurden von Flemming „an dünnen und hellen Orten der Schwanzflosse, am besten aber am ganz frisch aufgelegten Kiemenblatt“ untersucht. Dabei sah er bei Ölimmersion und geeigneter Beleuchtung in der Zellsubstanz einen Fadenbau. Doch bemerkt Flemming, das Bild sei nicht scharf und man könne nicht entscheiden, da sich die Fäden nicht verfolgen lassen, ob wir es hier mit einem zusammenhängenden Netzwerk zu tun haben.

An fixierten Präparaten (Fig. 3, 4), sowohl nach der Eisenhämatoxylin-, als auch nach der Altmannschen Methode lassen sich diese Fäden sehr deutlich erkennen. Die Bilder sind nach beiden Methoden gleich deutlich ausgeprägt. Man kann mitunter Zellen mit sehr wenig Fäden finden und dann mit Leichtigkeit konstatieren, dass die Fäden voneinander ganz unabhängig sind; dies ist besonders in den peripheren Teilen der Zelle sehr deutlich. Dem Kerne näher findet man eine grössere Zahl von Fäden, die sich öfters sehr dicht untereinander verflechten, so dass sich hier einzelne Fäden nicht gut verfolgen lassen. Immerhin kann kein Zweifel sein, dass die Chondriokonten auch in den Bindegewebszellen der Salamanderlarve selbständige Elemente sind; also nicht bloss bei jungen Embryonen von Huhn und Meerschweinchen, wo sie nach den Befunden von Meves deutlich

isoliert sind, während er bei den Bindegewebszellen der Salamanderlarve (1907) keine bestimmte Entscheidung treffen konnte.

Was nun die Darstellung der uns interessierenden Strukturen in den Epithelzellen der Schwanzflosse und Kiemenblätter der Salamanderlarve anbetrifft, so muss ich bemerken, dass dieses Objekt zu den schwierigsten gehört. Bei Anwendung der Chondriosomenmethoden ist es schwer, den richtigen Differenzierungsgrad herauszubekommen; nach der Altmannschen Vorschrift aber scheint es mir fast unmöglich, ein naturgetreues Präparat zu erhalten.

Bei Fixierung mit Flemmingschem Gemisch und Färbung mit Eisenhämatoxylin (Fig. 5) sehe ich in den Zellen teils Körnchen, teils kürzere oder längere wellige Fädchen, entsprechend dem Bilde, welches Flemming vom lebenden Objekt beschrieben hat. Flemming findet „in der Gegend des Kernes eine sehr blasse, verwaschen scheckige Zeichnung", die er nach Analogie mit anderen Zellenarten auf ein Filarwerk beziehen möchte. „Bei den sehr dünnen und zarten Epithelien der Kiemenblätter", sagt Flemming, „ist auch dies nicht zu erkennen."

Durch das Altmannsche Gemisch dagegen werden die Chondriokonten der Epidermiszellen schlecht fixiert; sie ziehen sich zusammen und verwandeln sich in unregelmässige Klümpchen, die den Kern gewöhnlich als dichte Masse umhüllen.

Die Leydigschen Zellen der Epidermis (Fig. 6) zeigen ausser dem Oberflächennetz, welches sowohl durch die Chondriosomenmethoden, als auch nach Altmann färbbar ist, in nächster Umgebung des Kernes eine grössere Anzahl auch schon von Meves gesehener, kurzer Fädchen, die in meiner Fig. 6 nach der Altmannschen Methode dargestellt sind.

Als Resultat meiner Untersuchung ergibt sich also, dass die Fäden, welche Flemming in den frischen Zellen aufgefunden hat, identisch sind mit den Fäden, die man im fixierten Präparate, sowohl nach der Chondriosomenmethode als auch nach der Altmannschen Vorschrift zu sehen bekommt. Damit ist der alte Gegensatz zwischen der Filar- und Granula-Theorie des Protoplasmas hinfällig geworden; beiden Theorien liegt eine und dieselbe Substanz zugrunde, welche in den einen Zellen in Form von Fäden, in den anderen in derjenigen von Körnern vorhanden ist.

Literatur-Verzeichnis.

Altmann, R.: Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig 1890.

Benda: Neuere Mitteilungen über die Histogenese der Säugetierspermatozoen. Verh. d. phys. Ges. zu Berlin 1896/1897.

Derselbe: Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verh. d. phys. Ges. zu Berlin 1898/1899.

Derselbe: Weitere Beobachtungen über die Mitochondria etc. Verh. d. phys. Ges. zu Berlin 1899/1900.

v. Brunn: Beiträge zur Kenntnis der Samenkörper und ihrer Entwicklung bei den Säugetieren und Vögeln. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 23, 1884.

Flemming, W.: Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig 1882.

Derselbe: Literatur über Morphologie der Zelle. Ergebn. d. Anat., Bd. 1—7, 1891—1897.

Mallory: A contribution to the classification of tumors. Journal of Medical Research. Vol. 13. 1904—05.

Meves, F.: Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56, 1900.

Derselbe: Über Mitochondrien bezw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz., Bd. 31, 1907.

Derselbe: Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse Flemmings. Ebenda.

Derselbe: Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72, 1908.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXV.

Sämtliche Zeichnungen sind mit Zeiss Apochromat 1,5 mm und Komp.-Ok. 8 unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates entworfen.
Der Abstand der Zeichenebene von der Tischplatte betrug 17½ cm.

Fig. 1. Knorpelzelle. Flemmings Gemisch. Eisenhämatoxylin.
Fig. 2. Knorpelzelle. Altmannsche Methode.
Fig. 3. Bindegewebszelle. Flemmings Gemisch. Eisenhämatoxylin.
Fig. 4. Bindegewebszelle. Altmannsche Methode.
Fig. 5. Epithelzelle. Flemmings Gemisch. Eisenhämatoxylin.
Fig. 6. Leydigsche Zelle. Altmannsche Methode.

Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasma.

Beobachtungen an weissen Blutzellen.

Von

Friedr. Meves in Kiel.

Hierzu Tafel XXVI.

In einer früheren Arbeit (1907) habe ich gezeigt, dass die Fila, welche Flemming 1882 in der Zellsubstanz lebender Salamanderzellen beobachtet hat, durch die Chondriosomenmethoden darstellbar und mit Chondriokonten identisch sind. Da nun aber an Stelle der Chondriokonten auch Körner, Mitochondrien, vorhanden sein können, so ergab sich daraus, „dass es sich bei dem Fadenbau der Zellsubstanz nicht um ein allgemeines Prinzip handelt, dass die Anordnung in Fäden durchaus nicht (Waldeyer 1895, S. 847) ‚das Wesen der Struktur' bildet".

Ich hatte weiter (1908) die Meinung ausgesprochen, dass die Mitochondrien und Chondriokonten den „Körnern und Fäden" Altmanns entsprechen, und hatte daraufhin bereits die Altmannschen Methoden zur Darstellung der Chondriosomen empfohlen.

Diese Auffassung, welche Herr Dr. Samssonow in der vorstehenden, unter meiner Leitung angefertigten Arbeit nach Untersuchung an Bindegewebs-, Knorpel- und Epidermiszellen der Salamanderlarve bestätigt findet, habe ich selbst an den weissen Blutzellen zu prüfen unternommen.

Flemming konnte 1882 (S. 47) bei lebenden Wanderzellen der Salamanderlarve im Gewebe, farblosen Blutzellen in ihren Gefässen und ebensolchen im Blutpräparat von erwachsenen Salamandern, Tritonen und Fröschen, wo solche Zellen günstig und etwas flach ausgebreitet liegen, in ihrer Zellsubstanz mit seinen besten Linsen eine sehr zarte verwaschene Zeichnung sehen, meist noch blasser wie bei den Bindesubstanzzellen. „Hätte ich keine anderweite Analogie", sagt er, „so würde ich nicht zu

glauben wagen, dass diese Zeichnung einem Fadenbau entspricht: denn so, wie ich sie sehe, könnte sie ebenso der Ausdruck eines zarten ‚feinkörnigen' Baues sein, den man ja vielfach den farblosen Blutzellen zugeschrieben hat. Unter Vergleich der übrigen Zellarten aber muss ich einen Fadenbau auch hier, also bei stark mobiler Zellsubstanz, wahrscheinlich finden."

So wenig deutlich nach Flemmings eigenen Worten dieser Fadenbau bei lebenden Wanderzellen ist, so wurde er doch bei Nachprüfungen mehrfach bestätigt gefunden. So schreibt z. B. v. Ebner (1902, S. 718), dass man im Protoplasmakörper der Leucocyten, während der amöboiden Bewegung, sich verschiebende feine Körnchen und kurze, undeutliche, stärker glänzende, anscheinend netzartig zusammenhängende Striche wahrnehmen könne; von letzteren meint er allerdings, es sei nicht sicher, ob sie „auf eine fädige oder eine Alveolarstruktur (schaumige Struktur im Sinne Bütschlis) zu beziehen" seien.

Im Jahre 1891 entdeckte Flemming die Centriolen der Leucocyten mittels eines besonderen Färbungsverfahrens an fixierten Präparaten vom Bauchfell der Salamanderlarve. In der Umgebung der Centriolen fand er eine von diesen ausgehende Strahlung, welche die Oberfläche der Zelle nicht erreichte; der übrige Teil des Zelleibes war von einem verästelten Fadenwerk erfüllt.

Im Gegensatz zu Flemming haben M. Heidenhain (1892) und eine Reihe weiterer Autoren die Fäden der Strahlung bis an die Zellperipherie verfolgen können.

Flemming hat sich nicht darüber geäussert, ob die Strahlung beziehungsweise das Fadenwerk in der fixierten Zelle mit der „Fadenzeichnung", die er am lebenden Leucocyten beobachtet hatte, Vergleichspunkte darbietet, ist aber wohl zweifellos der Meinung gewesen, dass beide identisch seien, während tatsächlich seinen Beschreibungen von 1882 und 1891 verschiedene Strukturverhältnisse zugrunde liegen. Meine Konstatierung von 1907, nach welcher die Flemmingschen Fäden mit Chondriokonten zusammenfallen, gilt ausschliesslich für diejenigen Fila, welche Flemming am lebenden Objekt beobachtet hat.

Über Chondriosomen in weissen Blutzellen liegen Mitteilungen von Benda und mir selbst vor.

Benda beschrieb 1899 S. 5—6 in polynucleären Leucocyten des Menschen, welche er auf Schnitten eines Nasenpolypen auf-

fand, kleine Gruppen von Mitochondrien, die eine etwas längliche, fast stäbchenförmige Gestalt zeigten und „radiär gegen das Zentralkörperchen in der Peripherie der von Flemming bei den Leucocyten gesehenen Strahlung“ gelegen waren. In den Zellen eines leukämischen Knochenmarks fanden sich viele Zellen mit kleinen Gruppen oder abgerundeten Haufen von Fadenkörnern. Durch direkte Vergleichung an den in den Schnitten vorkommenden Blutelementen sowie an Schnitten blutbildender Organe konnte Benda feststellen, dass diese Fadenkörner mit den Ehrlichschen Körnungen nichts zu tun haben. Von Altmannschen Körnern sollten sie sich ferner nach Bendas damaliger Ansicht dadurch unterscheiden, dass sie innerhalb der „Mitomfäden“ gelagert seien. Dagegen glaubte er in ihnen die Mikrosomen Van Benedens, M. Heidenhains und v. Kostaneckis wiederzufinden.

Ich selbst beobachtete 1907 in Schnitten durch Kiemenblätter und Schwanzflossen der Salamanderlarve, welche mit modifiziertem Flemmingschen Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren, innerhalb der Gewebsspalten vielfach in Kriechbewegung abgetötete Leucocyten, deren Zelleib ausser Körnchen, Mitochondrien, feinste Fädchen, Chondriokonten, enthielt. Was die Lagebeziehung der Körnchen zu der von dem Cytocentrum ausgehenden, an meinen Präparaten nicht sichtbaren Strahlung anbetraf, so konnte ich es gegenüber Benda auf Grund der unregelmässigen Verteilung der Körner im Cytoplasma nicht wahrscheinlich finden, dass sie mit den von M. Heidenhain 1892 beschriebenen Zellenmikrosomen identisch seien; um so weniger, als eben an Stelle der Körnchen vielfach Fädchen vorhanden waren, die sehr verschiedene Richtungen innehielten. Vielmehr sprach ich schon damals 1907 (und ebenso etwas später 1908) die Meinung aus, dass die Chondriosomen zwischen den Fäden der von den Centriolen ausgehenden Strahlung gelegen sind.

Die Altmannsche Methode ist sowohl an Schnitten als auch an Ausstrichpräparaten, teils unverändert, teils in modifizierter Form, auf weisse Blutzellen, und zwar auf solche des Menschen, zuerst von Schridde (1905—07) angewendet worden. Schridde gelang es auf diese Weise, in den Lymphocyten des Blutes sowie in denjenigen der Lymphknoten mässig zahlreiche, sich ziegelrot färbende, meistens eng an den Kern angelagerte Körner von plump stäbchenförmiger Gestalt nachzuweisen.

Schon vorher (1895) hatte Arnold an den Lymphocyten des Knochenmarks (später 1906 auch an Zellformen der lebenden Froschzunge, welche „am ehesten den Lymphocyten vergleichbar" waren) durch vitale Färbung eine sehr feine Körnelung („Bestäubung") dargestellt, von welcher er 1906 schreibt, dass sie derjenigen ähnlich sei, welche Schridde an Lymphocyten des Blutes beobachtet habe.

Nach der Meinung, die ich oben (und schon früher) ausgesprochen habe, müssten nun die von Benda und mir in weissen Blutzellen dargestellten Chondriosomen und die Altmann-Schriddeschen Granula der Lymphocyten sowohl untereinander als auch mit den von Flemming an lebenden Wanderzellen beobachteten Fäden ihrer substantiellen Beschaffenheit nach identisch sein.

Meine Untersuchung zur Entscheidung dieser Frage habe ich an den weissen Blutzellen des Salamanders, und zwar an den sesshaften Zellen der lymphatischen Randschicht der Leber bei der Salamanderlarve begonnen. Dabei habe ich zunächst diejenigen Methoden angewandt, welche bisher zur Darstellung der Chondriosomen gedient haben. Mit Hilfe derselben lassen sich im Protoplasma der genannten Zellen ausser einer „Centrotheca", welche die meist nicht herausgefärbten Centriolen einschliesst, unregelmässig verstreute feine Fäden oder Stäbe nachweisen, die meistens etwas gebogen oder geknickt sind (Fig. 1—3). Neben den Fäden oder Chondriokonten finden sich zuweilen auch mehr oder weniger zahlreiche Körner oder Mitochondrien (Fig. 4). Viele Zellen enthalten solche ausschliesslich.

Ganz die gleichen Bilder erhielt ich nun durch die Altmannsche Methode (Fixierung mit 2,5%iger Kalibichromatlösung und 2%iger Osmiumsäure zu gleichen Teilen und Färbung mit Säurefuchsin-Pikrinsäure). Meine Vermutung, dass die Mitochondrien und Chondriokonten mit den Körnern und Fäden Altmanns identisch sind, findet also auch durch die Untersuchung der Leucocyten völlige Bestätigung.

Schon früher hatte ich, wie ich oben wieder mitgeteilt habe, die Chondriosomen an Schnitten durch Schwanzflosse und Kiemenblätter der Salamanderlarve in Wanderzellen, welche innerhalb der Gewebsspalten in Kriechbewegung fixiert waren, durch Eisen-

hämatoxylin dargestellt. Ich habe hier drei derartige Zellen aus Flachschnitten durch die Schwanzflosse von Salamanderlarven in den Fig. 7—9 wiedergegeben. In Fig. 7 und 8 enthält das Cytoplasma überwiegend Chondriokonten, in Fig. 9 dagegen fast ausschliesslich Mitochondrien; in letzterer Figur ist das Cytocentrum (mit umgebendem hellen Hof) deutlich. Bei der amöboiden Bewegung sind die Chondriosomen dem Anschein nach durchaus unbeteiligt; sie scheinen den Bewegungen des Zelleibes rein passiv zu folgen.

Die Altmannsche Methode habe ich ferner, zum Teil in der Modifikation nach Schridde[1]), auf Ausstrichpräparate vom Blut des erwachsenen Salamanders angewandt, bei deren Herstellung ich folgendermassen verfahren bin. Ich streiche das Blut, welches ich durch Abschneiden der Schwanzspitze gewinne, in nicht zu dünner Schicht auf einem Objektträger aus und bringe diesen in eine feuchte Kammer. Als solche benutze ich den von mir (1906) angegebenen Blechkasten, in welchen nicht Wasser, sondern 0,8 %ige, mit dem Blut isotonische Kochsalzlösung bis zu ca. 1 cm Höhe hineingefüllt wird. In der feuchten Kammer überlasse ich das Blut eine Zeitlang, bis nach Eintritt der Gerinnung, sich selbst. Sodann übertrage ich den Objektträger in die Fixierungsflüssigkeit (Altmannsches bezw. Orthsches Gemisch), nachdem ich ihn vorher ein paarmal in der Luft umhergeschwenkt habe, damit die Ränder der geronnenen Blutschicht leicht antrocknen.

In Präparaten, die nach dieser Methode hergestellt sind, haben die weissen Blutkörperchen sich mehr oder weniger am Glase ausgebreitet, zum Teil haben sie bereits begonnen, Fortsätze auszusenden oder Kriechbewegungen auszuführen.

Von den verschiedenen Arten der weissen Blutkörperchen, die im zirkulierenden Blut vorkommen, mögen hier zunächst die kleinsten Elemente, die sog. Lymphocyten (Fig. 10—12), Besprechung finden. Der verhältnismässig grosse runde Kern dieser

[1]) Schridde (1905, 2) bringt den Objektträger, auf welchem er das Blut ausgestrichen hat, sofort in Orthsches Gemisch (Müllersche Flüssigkeit 9 Teile, Formalin 1 Teil) für 12 Stunden und danach für ebenso lange in reine Müllersche Flüssigkeit; dann spült er mit Wasser ab und legt in 1 %ige Osmiumsäure für ½—1 Stunde; spült wieder ab und färbt mit Säurefuchsin-Pikrinsäure nach Altmann.

Zellen weist in zahlreichen Fällen an einer Stelle eine Einziehung oder Delle auf, von welcher aus meistens 3—5 Furchen in radiärer Richtung über die Kernoberfläche hinüberlaufen. Der den Kern umgebende schmale Protoplasmamantel ist der Korndelle entsprechend schalenförmig verdickt. Diese Verdickung, welche wahrscheinlich das Cytocentrum beherbergt, schliesst ausserdem eine grössere Anzahl von Chondriokonten ein; mehr vereinzelt finden sich solche auch in dem übrigen Teil des Plasmamantels.

Die heute wohl ausserhalb der Diskussion stehende Bewegungsfähigkeit der Lymphocyten, welche beim Froschblut von Jolly (1898) und Neumann (1903) nachgewiesen wurde, lässt sich am Salamanderblut mit Leichtigkeit konstatieren. Ich gebe in den Fig. 15—19 eine Anzahl Lymphozyten wieder, welche in der Bewegung fixiert sind. Nicht selten kommt es zur Ausbildung eines einzigen starken (gewöhnlich spitz endigenden) Fortsatzes, welcher schliesslich eine ganz erhebliche Länge aufweisen kann (Fig. 15). In einen solchen Fortsatz erstreckt sich häufig ein Kernspross hinein (Fig. 16). Vielfach werden auch zwei oder mehrere feinere Plasmafortsätze nach verschiedenen Richtungen hin ausgesandt (Fig. 17). In noch anderen Fällen zerschnürt sich der ganze Lymphocyt in zwei oder mehrere Lappen, wobei die Formänderung der Zelle mit einer solchen des Kernes Hand in Hand geht (Fig. 18 und 19). Für das Verhalten der Chondriosomen bei der amöboiden Bewegung gilt das bereits oben Gesagte.

Weiter habe ich in Fig. 13 und 14 zwei grössere farblose Zellen mit eingebuchtetem Kern (bei Fig. 14 sieht man auf die Kernbucht von oben darauf) und reichlichem, nicht granuliertem Protoplasma (sog. „grosse mononucleäre Leucocyten“) abgebildet. Die in ihnen enthaltenen zahlreichen Chondriokonten zeigen, wenigstens zum grössten Teil, eine einigermassen radiäre Anordnung um das in der Kernbucht gelegene Cytocentrum; eine gleiche Anordnung ist übrigens mitunter auch bei den vorher besprochenen Lymphocyten und Zellen der lymphatischen Leberrandschicht (Fig. 2) angedeutet.

Die „polymorphkernigen“ Leucocyten der Amphibien erscheinen bekanntlich gewöhnlich als ungranuliert. Auch bei Salamandra sieht ihr Protoplasma nach Anwendung der Altmannschen Methode, abgesehen von den reichlich in ihnen enthaltenen

Chondriosomen, völlig homogen aus (Fig. 21 und 22). In Blutausstrichpräparaten dagegen, die nach der Schridde schen Modifikation derselben Methode behandelt sind, ist es bei anscheinend denselben Zellen von zahlreichen feinen Vakuolen durchsetzt, welche möglicherweise das Negativ einer Körnung darstellen (Fig. 20); zwischen den Vakuolen sieht man auch in Fig. 20 zahlreiche Chondriosomen.

Eine letzte Zellart, die grobgranulierten oder eosinophilen Zellen, welche einen einfachen runden oder einen gelappten Kern besitzen, unterscheiden sich von den sämtlichen übrigen farblosen Elementen auch noch dadurch, dass Chondriosomen bei ihnen entweder nur sehr spärlich oder überhaupt nicht vorhanden sind.

Von den weissen Blutzellen der Säugetiere habe ich bisher ausschliesslich die Lymphocyten in den Lymphknoten von Kaninchen und Ratte studiert und mich davon überzeugt, dass die gleichen, wenig zahlreichen, meistens nahe der Kernoberfläche liegenden Granula, welche Schridde in diesen Zellen durch die Altmannsche Methode oder seine Modifikation derselben dargestellt hat, sich auch durch die Chondriosomenmethoden nachweisen lassen; man vergleiche Fig. 24, welche einen Zellenkomplex aus dem Keimzentrum eines Mesenteriallymphknotens des Kaninchens nach Fixierung mit modifiziertem Flemmingschen Gemisch und Färbung mit Eisenhämatoxylin wiedergibt.

An Schnitten durch ein etwas grösseres, mit Flemmingschem Gemisch fixiertes Objekt, welches von Leucocyten infiltriert ist, findet man Bilder wie die beschriebenen in Übereinstimmung mit dem, was ich schon in einer früheren Abhandlung (1910, S. 151) konstatiert habe, nur dort, wo die Osmiumsäure stark gewirkt hat, also ausschliesslich an der Peripherie. Im Innern dagegen, in welches nur die beiden anderen Säuren eindringen, sind die Chondriosomen nur höchst mangelhaft erhalten oder überhaupt nicht erkennbar. Dafür kann man hier die von den Centriolen ausgehende Strahlung wahrnehmen; man vergleiche Fig. 23, welche eine Zelle der lymphatischen Randschicht von einer Leber darstellt, die der direkten Einwirkung der Osmiumsäure dadurch entzogen war, dass die Salamanderlarve, von welcher sie stammt, ganz in das

Flemmingsche Gemisch geworfen wurde.[1]) Dass die Strahlung in Zellen, die einer starken Osmiumwirkung ausgesetzt waren, nicht erkennbar ist, dürfte darauf zurückzuführen sein, dass die übrige Zellsubstanz durch die Osmiumsäure einen „gleichen oder ähnlichen Brechungsindex" bekommt, wie die in ihr vorhandenen Strukturen. Jedenfalls vermag ich an dem vitalen Vorhandensein dieser Strahlung nicht zu zweifeln. Strahlung und Chondriosomen bestehen im Cytoplasma der weissen Blutzelle nebeneinander; die Chondriosomen sind zwischen den Fäden der Strahlung gelegen.

M. Heidenhain hat 1892 S. 145 beschrieben, dass den Fäden der Strahlung an Sublimatpräparaten eine „besondere innere Struktur" zukommt. Die Fäden weisen nach ihm eine Quergliederung auf: „sie zerlegen sich bei der Färbung in Biondischer Lösung an gut gelungenen Präparaten in färbbare und achromatische bezw. weniger färbbare Glieder". Die färbbaren Glieder bezeichnet M. Heidenhain als Mikrosomen; bei mehrkernigen Leucocyten findet er sie in konzentrischen Kreisen angeordnet.

Diese von M. Heidenhain gegebene Schilderung vermag ich an meinen Präparaten, welche mit Flemmingschem Gemisch fixiert sind, nicht zu bestätigen. Allerdings sehe ich in Zellen wie Fig. 23 blass färbbare Körner, von denen ich glaube, dass sie mit den Mikrosomen M. Heidenhains identisch sind, den Fäden der Strahlung, wenn auch in sehr unregelmässigen Abständen, anhaften; aber die gleichen Körner liegen zum Teil auch frei zwischen den Fäden. Was nun die Natur dieser Körner anlangt, so habe ich bestimmten Anhalt, mich davon überzeugt zu halten, dass sie „Macerationsprodukte" der Chondriosomen darstellen. Ich habe schon bei früherer Gelegenheit (1910, S. 151) beschrieben, dass die Chondriokonten bei Fixierung mit Flemmingschem Gemisch ausserhalb des Wirkungsbereichs der Osmiumsäure sich zunächst vielfach der Quere nach fragmentieren und dass weiterhin

[1]) Eine „Centrotheca" ist in Fig. 23 nicht vorhanden, vielmehr sieht man die Fäden der Strahlung bis an die Centriolen herantreten. — Ich möchte daraus entnehmen, dass das Zustandekommen der Centrotheca in den Leucocyten durch eine Substanz bedingt wird, welche sich in der Umgebung der Centriolen zwischen den Radien der Strahlung ablagert und welche in Zellen wie Fig. 23 weggelöst ist.

die dadurch entstandenen Kügelchen ebenso wie etwa vorhandene Mitochondrien aufquellen.

Durch die vorstehenden Untersuchungen von Samssonow und mir ist sichergestellt, dass die Flemmingschen Fila von 1882, die „Bioblasten" Altmanns und die Chondriosomen eine und dieselbe Substanz sind, welche bald in Form von Körnern, bald in derjenigen von Fäden auftritt.[1])

Flemming hatte 1882 bei allen lebend untersuchten Zellarten ausschliesslich Fäden gefunden und daraus gefolgert, dass alle Zellsubstanz im Prinzip fädig gebaut sei. Während er aber ursprünglich „kein Recht fand", netzförmige Zusammenhänge zwischen den Fäden anzunehmen (wenn er sie auch als möglich zugab), bezeichnete er es später (1894, S. 46) als „durchaus wahrscheinlich", dass solche natürlich vorhanden seien. Zu dieser — wie wir heute sagen müssen, irrtümlichen[2]) — Auffassung gelangte er dadurch, dass er die feinen Faden- oder Netzwerke, die man ziemlich allgemein bei sauren Fixierungen in Zellen antrifft, mit der Filarmasse, welche er am lebenden Objekt beobachtet hatte, identifizierte.

Altmann (1890) legte umgekehrt den Hauptnachdruck auf die Körnerform, liess aber zu, dass die Körner sich zu Fäden aufreihen oder zu solchen auswachsen können.

[1]) Auf Grund der Feststellung, dass Bioblasten und Chondriosomen identisch sind, müssen ausser den Altmannschen noch eine Anzahl weiterer „Granula"arbeiten, welche in der Chondriosomenliteratur bisher unbeachtet geblieben sind, von seiten der letzteren Berücksichtigung erfahren. Besonders möchte ich auf eine Abhandlung der Brüder L. und R. Zoja (Mem. del R. Ist. Lombardo, Classe di sc. matem. e nat., vol. 16, 1891) hinweisen, welche bei zahlreichen Protozoen und Metazoen, bei den letzteren in allen möglichen Zellarten (darunter auch Zellen der Lymphdrüsen, des Knochenmarks und Leucocyten des Blutes), mit Hilfe der Altmannschen Methode „fuchsinophile" Granula aufgefunden haben, die nach Maggi als Plastidulen bezeichnet werden; ferner auf eine Arbeit von A. Zimmermann (in seinen „Beiträgen zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle", Tübingen 1890, erschienen), in welcher er Altmannsche Granula bei einer grossen Reihe von Pflanzenarten, die aus den verschiedensten Familien genommen waren, in den Zellen des Assimilationsgewebes nachweisen konnte.

[2]) Obwohl stellenweise, wie z. B. in den Spermatocyten der Honigbiene (vergl. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 70, 1907, S. 421), netzförmige Anordnungen von Chondriokonten vorkommen.

Demgegenüber hat Flemming (1894, S. 59) zwar niemals die Existenz und die biologische Wichtigkeit von Körnchen bezweifeln wollen, „die den Fäden oft äusserst dicht eingelagert oder auch aus ihnen herausgerückt vorkommen können“; er hielt sich aber nicht überzeugt, dass, wo Altmannsche Färbungen lediglich eine Körnchenreihe zeigen, nicht auch noch ausserdem Substanz da sei, welche die Körner der Reihe nach zusammenhält, weil ihm seine Beobachtungen an lebenden wie ungefärbten Objekten für dies letztere zu sprechen schienen.

Hierzu möchte ich meinerseits bemerken, dass, wo Körnchenreihen vorhanden sind, diese tatsächlich durch ein besonderes Substrat zusammengehalten sein, also „Chondriomiten“ im Sinne Bendas darstellen könnten, dass es aber andererseits zahlreiche Zellen gibt (Beispiel: die Lymphocyten der Säugetiere), in welchen Körnchen vorkommen, die nicht aufgereiht sind.

Flemming fährt l. c. Seite 59—60 fort: „Eine Schwierigkeit für die Vermittlung beider Ansichten (der Faden- und Granulalehre) lag darin, dass an manchen Objekten Altmanns die Menge und Verteilung der färbbaren Granula nicht den von uns (den Vertretern der Fadenlehre) angenommenen Fadenwerken zu korrespondieren und zu gering zu sein schien, um sich mit diesen zu decken“. Wenn nun Altmann neuerdings zu der Überzeugung gekommen sei, dass auch die „Intergranularsubstanz“ noch Strukturverhältnisse [1]) habe, so scheine ihm damit eine Verständigung erheblich näher gerückt zu werden.

Bezüglich der Altmannschen Körner sind nun bekanntlich von verschiedenen Seiten Zweifel geäussert worden, ob sie als präformiert anzunehmen sind. So schreibt z. B. Flemming 1894, S. 60, Anm. 2: „Wenn so vielfach, mit Recht und mit Unrecht, vielen anderen Reagentien und Methoden vorgeworfen wird, dass sie Artefakte machen, so darf man sich doch fragen, ob die Altmannsche Methode von solchen Zweifeln eximiert sein soll und ob es in einer Zelle, mit der man alles das angefangen hat, was zu dieser Methode gehört, gerade so wie in natura aussehen

[1]) Gemeint sind die „intergranulären Netze“ Altmanns (Verh. d. anat. Ges. in Wien, 1892, S. 221), nach seiner Beschreibung vielfach in feinere Granula auflösbar, die entweder sich rundlich und unabhängig zu einander zeigen oder reihenweise als Fila angeordnet sind.

muss". Hauptsächlich aber schien die Vitalität der Altmann-schen Granula durch die Untersuchungen von Alfred Fischer (1894—1899) in Frage gestellt zu sein.

Was speziell die uns beschäftigenden weissen Blutzellen anlangt, so haben Grawitz und Grüneberg (1906), als sie die Zellen des menschlichen Blutes im ultravioletten Lichte untersuchten, die Altmann-Schridde schen Granula in den Lymphocyten nicht auffinden können und sie daraufhin als Kunstprodukte angesprochen. Auch Weidenreich (1909, S. 818) bezweifelt, dass diese Granula „in der lebenden Zelle schon distinkt vorgebildet und von der Umgebung verschieden" seien; dagegen spricht nach ihm „die Tatsache, dass die Körnelung im Gegensatz zu der bekannten der granulierten Leucocyten am frischen Objekt nicht sichtbar ist und dass sie nicht im Negativ dargestellt werden kann; d. h. bei Anwendungen von Farbstoffen, die die Granula nicht tingieren, werden sie nicht als deutliche Aussparungen im Plasmaleib bemerkbar".

Gegenüber diesen Zweifeln bitte ich folgendes zu erwägen. Die Fäden sind von Flemming zuerst am lebenden Objekt beobachtet worden; auch die Körner kann man vielfach, so z. B. in Hodenzellen, ohne jedes Reagens im frischen Zustand wahrnehmen. Dieselben Fäden und Körner können nun an dem in bestimmter Weise fixierten Präparat durch Färbung in einer dem beobachteten Naturzustand durchaus entsprechenden Weise zur Darstellung gebracht werden. Daraus ergibt sich der Wahrscheinlichkeitsschluss, dass die ähnlichen Gebilde, welche bei Anwendung der gleichen Technik in solchen Zellen gefunden werden, in denen sie vital unsichtbar sind, ebenfalls bereits im lebenden Zustand existieren.

Damit will ich keineswegs behauptet haben, dass alle von Altmann beschriebenen Granula natürlich präformiert seien; das gilt z. B. sicher nicht von denjenigen, welche in Fig. 3 auf Taf. VI von Altmanns Buch den Zelleib eines roten Blutkörperchens von Proteus erfüllen. Jedoch dürfte es heute, wo bereits verschiedene Methoden für den Nachweis der Bioblasten oder Chondriosomen zu Gebote stehen, bei Anwendung einiger Vorsicht im allgemeinen leicht sein, Kunstprodukte auszuschliessen.[1])

[1]) Hingegen muss es als eine sehr schwierige Aufgabe bezeichnet werden, zu entscheiden, ob neben den Chondriosomen bezw. ihren Differen-

Die biologische Bedeutung der Substanz, welche die Fäden bezw. Körner bildet, ist schon von Flemming (wenigstens anfänglich), besonders aber von Altmann ausserordentlich hoch bewertet worden.

Flemming nennt es in seinem Buch (1882, S. 80) eine „Hypothese von Wahrscheinlichkeit", „dass in den Fäden die wesentlichen Kräfte ihren Ort haben, auf denen das Leben beruht". In welcher Richtung er schon damals die Tragweite seiner Befunde erblickte, zeigt folgender Passus: „Wäre das Protoplasma", sagt er S. 70, „in sich gleichartig beschaffen, wie ein Krystall, wie es einmal hiess, so hätten wir wenig Aussicht, auf optischem Wege dem Verständnis seiner Lebenserscheinungen näher zu kommen. Hat es aber in sich einen differenten Bau, so ist diese Hoffnung selbstverständlich gegeben .... Wenn, um nur ein wichtigstes Beispiel zu nehmen, das Protoplasma der Eizelle nichts als eine morphologisch-homogene Masse wäre mit eingestreuten Dotterkörnern, oder wohl gar eine Flüssigkeit, wie man es allen Ernstes noch in neuerer Zeit genannt hat, so müssten wir alle Antwort auf die Frage nach den Entwicklungsbedingungen, die das Ei mitbringt, der Chemie überlassen. Hat aber die Substanz der Eizelle einen Bau, kann dieser und die Beschaffenheit der Fäden in bestimmten Bezirken des Zellkörpers verschieden sein, so kann darin auch eine Grundlage der Entwicklungsprädestination gesucht werden, in der sich das eine Ei von dem anderen unterscheidet; und dieses Suchen wird möglich sein mit dem Mikroskop, bis wie weit, kann niemand sagen, aber sein Ziel ist nichts geringeres, als eine wirkliche Morphologie der Vererbung. Dass man eine solche jemals auf diesem optischen Wege fertig stellen wird, muss uns heute wohl unmöglich oder unfasslich erscheinen. Dass aber jeder Schritt zu ihr hin des Weges wert ist, wird wohl nicht geleugnet werden."

Von der Auffassung, welche Flemming damals vertrat, scheint er allerdings später zurückgekommen zu sein; denn er erklärt 1899, S. 11, in bezug auf die Frage, ob den Fäden oder der Zwischensubstanz die höhere physiologische Dignität zukomme, sich neutral halten zu wollen, „obwohl einzelne Beob-

zierungsprodukten feine Faden- oder Netzwerke (etwa von der substantiellen Beschaffenheit der bei den Leucocyten vorhandenen Strahlung) als natürliche Bildungen existieren.

achtungen dafür sprechen können, dass man den Sitz der wichtigeren Vorgänge innerhalb der Fädensubstanz sucht".

Altmann ist bekanntlich so weit gegangen, dass er die Körnchen als selbstlebende Einzelorganismen, die Zelle als eine Kolonie oder ein symbiotisches Aggregat von solchen ansah. Diese Hypothese hat fast nirgends Anklang gefunden; aber auch die Anschauung Altmanns, nach welcher alle vitalen Prozesse an die Granula gebunden sind, wurde von den meisten Autoren abgelehnt. Metzner, ein Schüler Altmanns, konstatiert 1907, S. 936: „Im Gegensatz zu Altmann sehen alle Forscher, die sich seither mit den Granulis und ihren Beziehungen zur Zelltätigkeit befasst haben, dieselben als Abscheidungen des homogenen Protoplasmas an, Abscheidungen aber, an denen sich noch chemische Umsetzungen und Wachstumsvorgänge beobachten lassen."

Ich selbst habe 1908 mit Bezug auf die Chondriosomen, deren Identität mit den Bioblasten Altmanns damals noch nicht erwiesen war, die Meinung begründet, dass sie eine „primitive vitale Substanz" repräsentieren, in welcher die „formative Tätigkeit" des Protoplasmas ihren hauptsächlichsten Sitz hat. Die Chondriosomen bergen die Bedingungen für die verschiedenartige Ausgestaltung der Embryonalzellen in sich. Insofern entsprechen sie dem Idioplasma Naegelis, unterscheiden sich jedoch von diesem wesentlich dadurch, dass sie selbst in die verschiedenen Differenzierungsprodukte, welche im Lauf der Ontogenese auftreten, umgesetzt werden.

Von einer solchen Substanz wie von derjenigen der Chondriosomen muss angenommen werden, dass sie eine komplizierte Struktur besitzt; ferner, dass sie nicht spontan in der Zelle entstehen, sondern nur wachsen und sich teilen kann. Auch nach Altmann hat ja für die Entstehung der Bioblasten der Satz „omne granulum e granulo" Gültigkeit.

Kürzlich (1910, S. 150) habe ich vorgeschlagen, der Bedeutung der Chondriosomen durch die Bezeichnung Plastosomen gerecht zu werden; für ihre Differenzierungsprodukte möchte ich empfehlen, die von v. Kupffer (1896) gebrauchten Ausdrücke paraplastische Substanz, paraplastische Gebilde oder Paraplasten in Anwendung zu bringen.[1]) Zwischen Chondriosomen oder Plastosomen und

[1]) v. Kupffer gebrauchte ursprünglich (Schriften d. Naturw. Vereins für Schleswig-Holstein, Bd. 1, 1875) die Bezeichnungen „Protoplasma" und

paraplastischen Gebilden ist es nötig, scharf zu unterscheiden, was bisher lange nicht immer geschehen ist.

Die zwischen den Granulis bezw. Fäden gelegene Zwischensubstanz ist von Altmann als tot bezeichnet und mit der Gallerte der Zoogloea verglichen worden. Diese Auffassung vermag ich nicht zu teilen, selbst wenn ich davon absehe, dass die nach Abzug der Chondriosomen übrig bleibende Substanz noch wieder in sich eine feinfädige Beschaffenheit als präformierte Struktur besitzen könnte. Ich stehe vielmehr auf dem gleichen Standpunkt wie Flemming, welcher es schon 1882 S. 80 abgelehnt hat, die Zwischensubstanz als leblose Nebenmasse zu betrachten: denn es bleibt doch, wie er sagt, die Frage, ob die in den Fäden liegenden Kräfte ohne Beisein der Zwischensubstanz entwickelt werden können.

Was die Verbreitung der Fäden oder Körner anlangt, so glaubt Flemming von den einen, Altmann von den anderen, dass sie in sämtlichen Zellen vorhanden seien. Ich meine dagegen, dass die Chondriosomen nicht Bestandteile einer jeden, wohl aber jeder undifferenzierten Zelle sind. Im entwickelten Organismus gibt es sicher Zellen,[1]) deren Chondriosomen zu paraplastischen Bildungen völlig aufgebraucht sind.

— — —

Wende ich mich zum Schluss zurück zu den Chondriosomen der weissen Blutzellen, so muss ich zunächst Einspruch dagegen

„Paraplasma" im Sinne einer Sonderung des Zellkörpers in zwei ungleichwertige Substanzen, von denen die eine, stets den Kern umgebende, das Protoplasma, der allgemeine Träger des Lebens sei, während die andere, das Paraplasma, „das Unterscheidende nach Form und Funktion" darstelle. Den Ausdruck Paraplasma hat er später durch die oben genannten Bezeichnungen ersetzt.

[1]) Dazu dürften z. B. die meisten Ganglienzellen gehören. Popoff (Anat. Anz., Bd. 29, 1906) und Van Durme (Ann. de la Soc. de Méd. de Gand, vol. 87, 1907) sind zwar zu dem Resultat gekommen, dass das Binnennetz dieser Zellen einem „Mitochondrialapparat" entspricht und ich selbst habe es 1908 S. 846 in Hinblick auf Figuren von v. Bergen ebenfalls wahrscheinlich gefunden, dass der Netzapparat in den Spinalganglienzellen des Huhns „aus undifferenziert gebliebenen Chondriokonten besteht". Ich möchte aber neuerdings glauben, dass, wenn der Netzapparat der Ganglienzellen überhaupt etwas mit Chondriosomen zu tun hat, die Beschaffenheit seiner Balken jedenfalls von derjenigen der Chondriokonten embryonaler Zellen verschieden ist, dass der Netzapparat demnach eher eine paraplastische Bildung darstellt.

erheben, wenn Schridde die Granula der Lymphocyten des Menschen als spezifische bezeichnet und sie mit den Ehrlichschen Körnelungen auf eine Stufe stellt. Die Granula der Lymphocyten lassen sich zutreffend nur vom allgemein cytologischen Standpunkt beurteilen; von diesem aus lässt sich behaupten, dass es sich um primäre, „genuine" oder Elementarbestandteile des Protoplasmas handelt. Die Ehrlichschen Körnelungen dagegen sind ebenso wie die Pigment- oder Sekretgranula als paraplastische Gebilde anzusehen. Als solche werden sie auch von Ehrlich (1879) selbst aufgefasst, indem sie als „Produkte einer eigenartigen sekretorischen Tätigkeit der Zellen" bezeichnet werden. In der Tat glaube ich, dass sie ebenso wie die Sekretkörner der Drüsenzellen durch eine Umwandlung von genuinen Granulis (Mitochondrien) entstehen. Hiermit steht in Übereinstimmung, dass die eosinophilen Zellen bei Salamandra nach meiner obigen Feststellung sehr spärliche oder gar keine Chondriosomen enthalten. Auch Arnold (1906 und früher) hat ja bereits eine Entstehung der spezifischen Körnelungen aus „Plasmosomen" befürwortet, die er durch vitale und supravitale Färbung dargestellt hatte; jedoch möchte ich bezweifeln, ob diese „Plasmosomen" der weissen Blutzellen mit den Altmann-Schriddeschen Granulis bezw. Chondriosomen identisch sind.

Literaturverzeichnis.

Altmann, R. (1890): Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. I. Aufl., Leipzig 1890 (II. Aufl., 1894).

Arnold, G. (1895): Zur Morphologie und Biologie der Zellen des Knochenmarks. Virchows Arch., Bd. 140.

Derselbe (1896): Über die feinere Struktur der hämoglobinlosen und hämoglobinhaltigen Knochenmarkszellen. Virchows Arch., Bd. 144.

Derselbe (1906): Zur Morphologie und Biologie der Mastzellen, Leucocyten- und Lymphocyten. Münchener med. Wochenschrift, Jahrg. 53, Nr. 13.

Benda, C. (1899): Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verh. der physiol. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1898—1899.

v. Ebner, V. (1902): v. Koellikers Handbuch der Gewebelehre, Bd. 3.

Ehrlich, P. (1879): Über die spezifischen Granulationen des Blutes. Verh. d. phys. Ges. zu Berlin, 1878—79, Nr. 20.

Fischer, Alfr. (1894): Zur Kritik der Fixierungsmethoden und der Granula. Anat. Anz., Bd. 9.

Derselbe (1895): Neue Beiträge zur Kritik der Fixierungsmethoden. Anat. Anz., Bd. 10.

Derselbe (1899): Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena.

Flemming, W. (1882): Zellsubstanz, Kern und Zellteilung.

Derselbe (1891, 1): Attraktionssphären und Zentralkörper in Gewebs- und Wanderzellen. Anat. Anz., Jahrg. 6.

Derselbe (1891, 2): Über Teilung und Kernformen bei Leucocyten und über deren Attraktionssphären. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 37.

Derselbe (1894): Morphologie der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 3, 1893.

Derselbe (1899): Eröffnungsrede. Verh. d. anat. Ges., Tübingen.

Grawitz, E. und Grüneberg (1906): Die Zellen des menschlichen Blutes im ultravioletten Lichte. Leipzig.

Heidenhain, M. (1892): Über Kern und Protoplasma. Festschrift für A. v. Kölliker, Leipzig.

Jolly, J. (1898): Recherches sur la valeur morphologique et la signification des différents types de globules blancs. Arch. de Méd. expér. et d'Anat. path., vol. 10.

v. Kupffer, C. (1896): Über Energiden und paraplastische Bildungen. Rektoratsrede, München.

Metzner, R. (1907): Die histologischen Veränderungen der Drüsen bei ihrer Tätigkeit. Handbuch der Physiologie des Menschen, herausgeg. von W. Nagel, Bd. 2.

Meves, Friedr. (1906): Zur Kenntnis der Thrombocyten des Salamanderblutes und ihres Verhaltens bei der Gerinnung. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 68.

Derselbe (1907): Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse Flemmings. Anat. Anz., Bd. 31.

Derselbe (1908): Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 72.

Derselbe (1910): Über Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 75.

Neumann, E. (1903): Hämatologische Studien. II. Die Variabilität der Leucocyten, zugleich ein Beitrag zur Entzündungslehre. Virchows Arch., Bd. 174.

Schridde, Herm. (1905, 1): Beiträge zur Lehre von den Zellkörnelungen. Die Körnelungen der Plasmazellen. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 28.

Derselbe (1905, 2): Die Körnelungen der Lymphocyten des Blutes. Münchener med. Wochenschr., Jahrg. 52, Nr. 26.

Derselbe (1907): Myeloblasten, Lymphoblasten und lymphoblastische Plasmazellen. Zieglers Beiträge zur path. Anatomie, Bd. 41.

Waldeyer, W. (1895): Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. Deutsche med. Wochenschr., Jahrg. 21, Nr. 43 u. folg.

Weidenreich, Fr. (1909): Zur Morphologie und morphologischen Stellung der ungranulierten Leucocyten — Lymphocyten — des Blutes und der Lymphe. VI. Fortsetzung der „Studien über das Blut und die blutbildenden und -zerstörenden Organe". Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 73.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVI.

Die Figuren der Tafel XXVI sind mit Zeiss Apochromat 2 mm (Apert. 1,40) unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates entworfen. Der Abstand der Zeichenebene von der Tischplatte betrug 17½ cm.

Fig. 1—6. Leucocyten der lymphatischen Randschicht der Leber, Salamanderlarve. Fig. 1 und 2: modifiziertes Flemmingsches Gemisch, Eisenhämatoxylin. Fig. 3 und 4: modifiziertes Flemmingsches Gemisch, Eisenalizarin-Krystallviolett nach Benda. Fig. 5 und 6: Altmannsches Gemisch, Säurefuchsin-Pikrinsäure nach Altmann.

Fig. 7—9. Kriechende Wanderzellen aus Flachschnitten durch die Schwanzflosse der Salamanderlarve. Modifiziertes Flemmingsches Gemisch, Eisenhämatoxylin.

Fig. 10—22. Leucocyten aus dem zirkulierenden Blut des erwachsenen Salamanders.

Fig. 10—20. Schriddesche Modifikation der Altmannschen Methode. Fig. 10—12: „Lymphocyten". Fig. 13 und 14: sog. „grosse mononucleäre Leucocyten". Fig. 15—19: „Lymphocyten" in Kriechbewegung fixiert. Fig. 20: Polymorphkerniger Leucocyt in Kriechbewegung fixiert.

Fig. 21 und 22. Zwei polymorphkernige Leucocyten, einer davon (Fig. 22) in Kriechbewegung fixiert; Altmannsche Methode.

Fig. 23. Leucocyt der lymphatischen Randschicht der Leber, Salamanderlarve. Centriolen und Strahlung. Flemmingsches Gemisch, Eisenhämatoxylin.

Fig. 24. Zellgruppe aus dem Keimzentrum eines Mesenteriallymphknotens vom Kaninchen. Modifiziertes Flemmingsches Gemisch, Eisenhämatoxylin.

Über die Protoplasmafasern in den Epidermiszellen.

Von

B. Rosenstadt in Wien.

Hierzu Tafel XXVII und 2 Textfiguren.

Mit den Protoplasmafasern haben sich seit der ersten Publikation von Ranvier, in der er uns auf diesen wichtigen Bestandteil der Epidermiszellen aufmerksam gemacht hat, eine ganze Reihe von Autoren beschäftigt. Obwohl uns ausgezeichnete Darstellungsmethoden zur Verfügung stehen, sind unsere Kenntnisse über den Verlauf der Fasern, über ihr Verhalten zu den benachbarten Zellen einerseits, zu den Intercellularbrücken andererseits noch äusserst unzulänglich. Ich übertreibe nicht, wenn ich behaupte, dass es keinem der Autoren gelungen ist, in dieser Frage weiter zu kommen als Ranvier, der noch mit sehr primitiven Methoden gearbeitet hat.[1]) Die Ursache dieser auffallenden Erscheinung mag, glaube ich, hauptsächlich darin zu suchen sein, dass man sich bei diesen Untersuchungen lediglich mit der Beschreibung von Flächenbildern resp. mit der Beschreibung einzelner Schnitte begnügt hat. Man unterliess es, die bei verschiedenen Schnittrichtungen erzielten Befunde miteinander zu vergleichen, um auf diese Weise ein Gesamtbild des Faserverlaufes in den Epidermiszellen zu erlangen.

Schridde[2]) ist vielleicht der einzige Autor, der versucht hat, durch Kombination der in Schnitten gefundenen Bilder eine Gesetzmässigkeit im Verlauf der Fasern festzustellen, die im folgenden besteht: Die von den Basalzellen ausgehenden Faserzüge nehmen bis zu der dritten oder vierten darüber liegenden Schicht

[1]) Nicht unerwähnt kann ich es lassen, dass Merk (Die Verbindung menschlicher Epidermiszellen unter sich und mit dem Corium. Unnas Monatshefte, Bd. 38, 1904; ferner Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften, Mathematische Klasse, Bd. 112) unter vollständiger Ignorierung der gesamten einschlägigen Literatur sogar den Versuch gemacht hat, das Vorhandensein der Fasern in den Epidermiszellen einfach zu leugnen.

[2]) Schridde: Die Protoplasmafasern der menschlichen Epidermis. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 67. 1906.

einen ein aufrechtes Oval darstellenden Verlauf, wobei die Zellkerne immer ausserhalb dieser Faserbögen liegen. Je näher man der Oberfläche kommt, desto kleiner wird der Längsdurchmesser der Ovale, die endlich in der Gegend des str. granulosum zu liegenden Ovalen werden, deren Durchmesser abnimmt, so dass man häufig solche Systeme findet, die nur die direkt benachbarten Zellen verbinden. Des weiteren werden die Fasersysteme so aneinandergepresst, dass eine Auflösung der Bilder nicht mehr möglich ist.

Wie anerkennenswert Schriddes Versuch, eine Gesetzmässigkeit im Faserverlauf aufzudecken, auch sein mag, er gewährte uns dennoch keinen tieferen Einblick in die Faserverhältnisse. Schridde verfiel nämlich dadurch in eine Einseitigkeit, dass er als Grundlage seiner Beobachtungen vorwiegend die parallel zur Längsachse der Zelle verlaufenden Fasern heranzog, während er die übrigen Fasern ganz ausser acht liess.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an der Epidermis des Menschen und anderer Wirbeltiere angestellt, wobei auch embryonales Material herangezogen wurde. Vom letzteren untersuchte ich verschiedene Entwicklungsstadien mancher epidermoidaler Gebilde des Menschen und des Hühnchens. Als ein besonders günstiges Untersuchungsobjekt erweist sich die embryonale Schweinsklaue, da die Zellen hier sehr umfangreich sind, so dass man ausgezeichnete Übersichtsbilder erhält.

Zur Färbung bediente ich mich grösstenteils der Kromayerschen Modifikation der ausgezeichneten Weigertschen Fibrinfärbemethode, die ich als vollständig hinreichend bezeichnen muss, um die hier aufgeworfenen Fragen zu studieren. Man hat in den letzten Zeiten dieser Methode manches nachgesagt, unter anderem fand man, dass sie Schrumpfungen macht und dass man mit der Unnaschen[1]) Färbung viel prägnantere Bilder erhält. Das ist aber vollständig unrichtig. Ich will deswegen meine Erfahrungen mit der Weigert-Kromayerschen Methode hier anführen, da sie namentlich dem Anfänger, wie ich das wiederholt zu sehen Gelegenheit hatte, tatsächlich Schwierigkeiten macht.

[1]) Unna: Monatshefte, Bd. 37.

Um eine elegante Färbung der Faser zu erzielen, ist vor allem ein tadelloses Mikrotommesser notwendig, namentlich, wenn man mit Paraffinschnitten arbeitet, die man in grösserer Zahl auf einen Objektträger aufklebt. Sämtliche Schnitte auf demselben müssen gleich dick sein (2 bis höchstens 4 μ), sonst erhält man keine gleichmässige Färbung. Die Hauptschwierigkeit liegt in der Herstellung und Handhabung des Anilin-Xylol-Gemisches, die eine sehr minutiöse ist. Über die Herstellung des letzteren macht Kromayer[1]) folgende Angaben: Ein für alle Fälle gutes Mischungsverhältnis ist Anilin 1, Xylol 2, bei ganz dünnen Schnitten 1 : 3, 1 : 4, bei dickeren 3 : 5, 3 : 3. Diese Angaben bereiten aber selbst einem routinierten Techniker Schwierigkeiten. Dazu kommt noch, dass gleich dünne Schnitte von verschiedenen Objekten sich einem bestimmten Gemisch gegenüber oft verschieden verhalten. Ich weiss nicht, worin das gelegen sein mag, ich habe aber wiederholt diese Erfahrung gemacht.

Um alle Enttäuschungen, die man bei der Anwendung des einen oder des anderen Gemisches nach Kromayers Angaben ausgesetzt ist, zu vermeiden, bin ich zur Einsicht gekommen, dass man sich, um ein sicheres Resultat zu erzielen, für jedes Objekt, von dem man eine grössere Anzahl von Schnitten färben will, ein besonderes Gemisch herstellt.

Ich stelle mir zunächst ein schwaches Gemisch her, etwa 2—3 ccm Anilin und 12—15 ccm Xylol und versuche damit zu differenzieren. Ist das Gemisch zu schwach, gebe ich noch einige Tropfen Anilin hinzu und zwar solange, bis ich ein brauchbares Gemisch habe. Man verliert etwas mehr Zeit, aber dann geht die Differenzierung sicher und sehr flott von statten; dabei verlasse ich mich niemals aufs Auge, sondern kontrolliere immer, wie das auch Kromayer empfohlen hat, mit dem Mikroskop (etwa mit Obj. 5 Reichert).

Es lassen sich auf diese Weise die elegantesten und instruktivsten Bilder erzielen, die denjenigen, die man mit anderen Methoden oder mit der Unnaschen Färbung erhält, in gar keiner Weise nachstehen.

Der Verlauf der Fasern wurde an lückenlosen Serien von frontalen, sagittalen und parallel zur Oberfläche geführten Schnitten untersucht.

[1]) Kromayer: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39, S. 143.

Bevor ich zu meinen Untersuchungen übergehe, möchte ich noch die Frage erörtern, was eigentlich die Protoplasmafasern darstellen.

Flemming,[1]) Kromayer,[2]) Rabl[3]) und Herxheimer[4]) nehmen an, dass sie als echtes Protoplasma im Kupfferschen Sinne aufzufassen sind, dagegen bezeichnet sie Ranvier[5]) als Differenzierungsprodukte des Protoplasmas, ähnlich den Stärkekörnern der Pflanzenzellen.

Verfolgt man die Bildung der Fasern, so sieht man, dass sie im str. cylindricum noch spärlich vertreten sind, dass sie in den höheren Zellagen successive sowohl an Zahl als auch an Stärke derart zunehmen, dass die mittlere Partie des str. spinosum in manchen Objekten eher einem Fasergewebe gleicht. Zieht man noch die bekannte Tatsache in Betracht, dass die Fasern im Gegensatz zum eigentlichen Protoplasma eine Affinität zu den basischen Farbstoffen zeigen, so müssen wir in den Fasern bestimmte und eigenartige Bildungen erblicken, die vom Protoplasma der Epidermiszellen produziert werden. Ich kann daher Schridde nicht zustimmen, wenn er sagt, dass kein Grund besteht, die Fasern vom eigentlichen Protoplasma zu unterscheiden, da sie nur ein differenziertes Protoplasma darstellen. Demgemäss kann ich mich auch nicht denjenigen Autoren anschliessen, die die Fasern als Protoplasma im Kupfferschen Sinne auffassen.

Wenn wir dennoch die Fasern als Protoplasmafasern bezeichnen, so geschieht das nur deshalb, weil sie vorwiegend im Protoplasma verlaufen, aber damit wollen wir nicht im geringsten ihre histochemische Beschaffenheit zum Ausdruck bringen, deren Aufdeckung allerdings noch von keiner Seite in Angriff genommen wurde. Ähnlich verhält es sich mit der Bezeichnung „Interfibrillarsubstanz", gegen welche sich namentlich

[1]) Flemming: Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 3, 1893.

[2]) Kromayer: l. c.

[3]) H. Rabl: Untersuchungen über die menschliche Oberhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48. S. 434.

[4]) Herxheimer: Struktur der Epidermiszellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 53. 1899.

[5]) Ranvier: Histologie de la peau. Archiv d'anatomie microscop., S. 3, 1899.

Schridde wendet. Damit soll aber nur derjenige Teil des Protoplasmas bezeichnet werden, in dem sich die Fasern nicht darstellen lassen.

Nach diesen Erörterungen wenden wir uns jetzt zur Schilderung des Faserverlaufes.

Sowohl im str. cylindricum als auch im str. spinosum bis zum str. granulosum verlaufen die Fasern in allen Zellen genau in derselben Weise, so dass man als Grundlage der folgenden Beschreibung jede Partie der erwähnten Strata wählen kann.

Vorausschicken möchte ich nur, dass im str. cylindricum die Fasern ziemlich fein und im grossen ganzen spärlich vertreten sind (Taf. XXVII, Fig. 1). Allerdings sieht man auch mitunter Zellen, in denen die Fasern ziemlich eng aneinander gereiht sind.

Hauptsächlich in dieser Region findet man diejenigen Gebilde, die als Herxheimersche[1]) Spiralen bezeichnet werden. Es ist das eine Bezeichnung, die eigentlich gar keine Berechtigung mehr hat, nachdem es keinem Zweifel unterliegen kann, dass wir es hier mit keinen besonderen Bildungen, sondern mit genau denselben Protoplasmafasern zu tun haben, die wir im gesamten str. spinosum finden.

Die Zahl dieser Spiralen, die sich überdies durch ihre intensive Färbung und besondere Dicke von den übrigen Fasern der Zylinderzellen scharf abheben, ist eine ziemlich spärliche.

Kromayer[2]), der diese Fasern als Haftfasern bezeichnet, beobachtete, dass sie in manchen Fällen, z. B. beim raschen Wachstum der Epidermis, stark in die Länge gezogen werden, so dass dieselbe mitunter um das Zehnfache den Durchmesser des Kernes übertrifft.

Nach Unna[3]) entstehen Kromayers Haftfasern dadurch, dass eine Stachelzelle mit ihrem Protoplasmaleib in die Höhe rückt, während die Fasern spiralig umeinander gedreht in der Cutis haften bleiben. Beim Ödem nehmen die kleinsten Fasern eine wellige, die grösseren eine spiralige Gestalt an, so dass man,

[1]) Herxheimer: Über eigentümliche Fasern in der Epidermis. Arch. für Dermatologie und Syphilis, 21. Jahrgang, 1889.

[2]) Kromayer: l. c., S. 148.

[3]) Unna: Eine neue Darstellung der Epithelfasern. Unnas Monatshefte, Bd. 37, 1903, S. 341.

meint Unna, geradezu sagen kann, dass das Ödem in der mittleren Stachelschicht aus Fasern Spiralen produziert.

Ich muss gestehen, dass mir das nicht ganz verständlich ist. Wenn Zellen in die Höhe rücken, und die Fasern in der Cutis haften bleiben, so sollte man doch annehmen, dass sie in diesem Fall eher gespannt sind. Das trifft noch im stärkeren Maß beim Ödem zu, bei dem doch sicherlich die Spannungsverhältnisse enorm gesteigert sind. Wenn wir beim Ödem in der mittleren Stachelschicht Spiralen finden, während unter normalen Verhältnissen die letztere niemals ausgesprochene Spiralen, höchstens nur wellenförmige, leicht geschlängelte Fasern aufweist, so folgt daraus noch keineswegs, dass das Ödem die Spiralen produziert. Denn wenn wir die Ausdehnungsfähigkeit der Fasern in Betracht ziehen, auf die besonders Kromayer namentlich bei entzündlichen Prozessen hingewiesen hat, so müsste man beim Ödem eher stark in die Länge gezogene Fasern erwarten.

Ich glaube aber, dass überhaupt die Spiralbildung mit den veränderten Spannungsverhältnissen, resp. mit der Entspannung in der Epidermis im Zusammenhang steht.

Dass die Fasern auf eine gesteigerte Spannung mit einer stärkeren Ausdehnung reagieren, davon kann man sich durch einen einfachen Versuch überzeugen. Ein frisch exzidiertes Hautstückchen wird auf eine Korkplatte stark gespannt und in diesem Zustand fixiert und gehärtet. An Schnitten findet man dann erweiterte Intercellularräume, stark gedehnte, kaum geschlängelte Fasern und von Spiralen ist keine Spur zu sehen.

Unter normalen Verhältnissen befindet sich die Haut bald im gespannten, bald im entspannten Zustand und entsprechend dem dürften die Fasern teils ausgedehnt, teils kontrahiert sein. Denn wenn ich den angeführten Versuch in der Weise modifiziere, dass ich ein frisch exzidiertes Hautstückchen in physiologischer Kochsalzlösung eine kurze Weile nur auf eine Korkplatte spanne, hierauf nach Entfernung der letzteren fixiere und härte, so bekomme ich genau dasselbe Bild, wie in einem frisch exzidierten Hautstückchen, welches ich keiner Spannung unterworfen habe. Aber ein frisch exzidiertes Hautstückchen bietet schon infolge der Exzission selbst ganz andere Spannungsverhältnisse, als wenn es sich im Zusammenhang mit der übrigen Haut be-

findet, es befindet sich vielmehr schon im Zustand der Entspannung und dementsprechend dürften sämtliche Fasern mehr oder weniger kontrahiert sein.

Wenn ich nun bedenke, dass die Fasern in der Zylinderschicht dadurch, dass sie sich hier gewissermaßen anheften, um in die höher gelegenen Zellen emporzusteigen, mehr gespannt sein müssen, als in der mittleren Stachelschicht, so dürften im Moment der Entspannung die Fasern in der ersteren viel mehr kontrahiert sein als in der letzteren, wo wir auch tatsächlich niemals ausgesprochene Spiralen, sondern ab und zu nur wellenförmige Fasern finden.

Wir bekommen demnach in einem frisch exzidierten Hautstückchen nur ein einseitiges Bild der Fasern zu Gesicht.

Dasselbe dürfte auch beim Ödem der Fall sein. Im Momente der Entspannung kommt es zu einer stärkeren Kontraktion der Fasern, so dass selbst in der mittleren Stachelschicht Spiralen auftreten.

Nach all dem kann ich mich Weidenreich[1]) nicht anschliessen, der annimmt, dass die Fasern in der Basalschicht von Natur aus spiralig sind, sondern ich muss sagen, dass die Fasern sowohl im gespannten als auch im kontrahierten Zustand normale Erscheinungen darstellen, die von den jeweiligen Spannungsverhältnissen in der Epidermis abhängig sind.

In den unmittelbar an die Basalschicht anstossenden Zellen treten die Fasern in grösserer Zahl auf und werden auch dicker, um in den noch höher gelegenen Zellagen sowohl an Zahl als auch an Stärke bedeutend zuzunehmen. Die Angabe der Autoren, dass am Rande der Zelle die dicksten, in der Mitte die feineren Fasern verlaufen, ist nicht immer zutreffend. In der mittleren Region des str. spinosum möchte ich es geradezu als Regel hinstellen, dass die Fasern gleichmässig stark sind, sie sind nur am Rande der Zelle dichter angehäuft als in der Mitte. Betrachtet man diese Region an irgend einem Schnitt, so macht es in manchen Objekten den Eindruck, als ob nur ein Fasergewebe

[1]) Weidenreich: Über den Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56, 1900, S. 173.

mit eingestreuten Kernen vorliegen würde, ähnlich wie das Apolant[1]) in der Klauenmatrix des Schweines beobachtet hat.

Gehen wir, um den Verlauf der Fasern zu studieren, zunächst von frontalen Schnitten aus; untersuchen wir eine Zelle, in welcher der Kern im Schnitt nicht getroffen ist, so ist die ganze Fläche derselben, wenn wir von den schräg eintretenden und austretenden Fasern absehen, grösstenteils von parallel zur Längsachse der Zelle verlaufenden Fasern durchzogen (Taf. XXVII, Fig. 2 A, B; Fig. 3 B; Fig. 4 A), die in den Zellen, in welchen der Kern angeschnitten ist, zu den Seiten desselben verlaufen.

Die Fasern begeben sich durch die Längsbrücken in die höher gelegenen Zellen, wobei folgende Variationen beobachtet werden: ist der obere Pol der Zellen, aus welchen die Fasern austreten, grösser als der untere Pol einer höher gelegenen Zelle, so teilen sich die Fasern und treten in zwei oder drei höher- und nebeneinandergelegene Zellen ein (Taf. XXVII, Fig. 2 C, B, D; Fig. 3 A, B, C, D). Ist aber der obere Pol klein, so setzt sich nur die mittlere Partie der Fasern in eine höher gelegene Zelle fort, die übrigen dagegen in die seitlich gelegenen Zellen (Taf. XXVII, Fig. 2 B, D, E, F). Liegt aber der obere Pol zwischen der Basis von zwei höher gelegenen Zellen, so tritt ein Teil der Fasern in eine, der andere Teil in die zweite Zelle ein, wobei mitunter die mittlere Partie durch einen Intercellularraum hindurch in eine noch höher gelegene Zelle sich fortsetzt.

Die Längsfasern konnte ich in vielen Fällen durch drei bis vier Zellen hindurch kontinuierlich verfolgen. Die Annahme ist vielleicht nicht von der Hand zu weisen, dass die Fasern, die von der Zylinderzellenschicht ausgehen, sämtliche Zellen der Stachelschicht kontinuierlich durchsetzen. Allerdings ist es schwer, einen strikten Beweis dafür zu erbringen, da die Zellen nicht in einer Ebene liegen und die Fasern selbst nicht mit mathematischer Genauigkeit in gerader Richtung verlaufen, so dass man sie in den Schnitten nicht in toto zu Gesicht bekommen kann.

Die Längsfasern werden von einem zweiten System von Fasern gekreuzt, welche einen transversalen Verlauf nehmen

[1]) Apolant: Über den Verhornungsprozess. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 57, 1901, S. 792.

und durch die Brücken in die rechts und links gelegenen Zellen übergehen.

In solchen Zellen, in welchen der Kern nicht angeschnitten ist und in welchen nahezu die ganze Fläche von parallel zur Längsachse derselben verlaufenden Fasern eingenommen ist, lassen sich die transversalen Fasern nicht so leicht durch die rechts und links austretenden Querbrücken in die betreffende Zelle hinein verfolgen.

Untersucht man aber solche Zellen, deren Kern vom Schnitt getroffen ist, so sieht man zu den Seiten des Kernes die längsverlaufenden Fasern und ausserdem entweder bei etwas tieferer oder schon bei flacher Einstellung querverlaufende Bündel, die jederseits bis zur Kernhöhle verlaufen und sich in die rechts und links gelegene Zelle fortsetzen (Taf. XXVII, Fig. 4 B, F). Aber an etwas dickeren Schnitten kann man sich leicht überzeugen, dass diese Bündel nicht nur bis zur Kernhöhle verlaufen, sondern die ganze Fläche der Zelle durchqueren.

Sehr instruktive Bilder bieten die Zellen in der Nähe der Körnerschicht, wo sie bereits eine Abflachung erfahren haben: man sieht die ganze Fläche der Zelle von transversalen Fasern eingenommen, die sich in die umgebenden Zellen fortsetzen unter ähnlichen Modalitäten, die wir bei den längsverlaufenden Fasern beschrieben haben (Taf. XXVII, Fig. 5 T). Dass wir es tatsächlich mit einem selbständigen System von Fasern zu tun haben, davon überzeugt man sich in unzweideutigster Weise an der embryonalen Schweinsklaue. Die Zellen sind hier sehr umfangreich, die Fasern nicht so dicht aneinander gereiht, so dass man mit Leichtigkeit sehen kann, dass das System der Längsfasern von dem der Querfasern gekreuzt wird (Taf. XXVII, Fig. 6 T).

Zwischen den Längs- und Querfasern, grösstenteils am oberen und unteren Pol der Zellen, mitunter auch zu den Seiten, findet man intensiv blau gefärbte, teils runde, teils oblonge Körperchen, die, wie wir sehen werden, nichts anderes als quer- oder schiefgetroffene Fasern darstellen (Taf. XXVII, Fig. 2, 3, 4 Q).[1])

Untersuchen wir den Faserverlauf an sagittalen Schnitten, so findet man ganz genau dasselbe Bild wie in den frontalen Schnitten. Also längsverlaufende (parallel zur Längsachse der

[1]) Um den Verlauf der Fasern in den Abbildungen anschaulicher zu machen, sind die quergetroffenen Fasern nicht überall eingezeichnet.

Zelle) Fasern, die von Zelle zu Zelle ziehen, dann ein System von Querfasern und wiederum die quergetroffenen oder angeschnittenen Fasern (Fig. 7). In parallel zur Oberfläche der Haut geführten Schnitten sehen wir wiederum genau dasselbe Bild des Faserverlaufes (Fig. 8).

Aus den systematisch geführten Untersuchungen ergibt sich somit, dass wir in den Zellen bei allen drei angewendeten Schnittrichtungen immer dasselbe Bild des Faserverlaufes vorfinden. Und die Feststellung dieser Tatsache, die bis jetzt ganz übersehen wurde, gibt uns schon genügende Anhaltspunkte, um vom Verlauf der Fasern ein klares Bild zu erlangen. Ich will das an einem Beispiele erläutern. In frontalen Schnitten finden wir zunächst längsverlaufende, d. h. parallel zur Längsachse der Zelle verlaufende Fasern. In parallel zur Oberfläche der Haut geführten Schnitten finden wir wiederum längsverlaufende, also parallel zur Längsachse der Zelle verlaufende Fasern. Die beiden längsverlaufenden Fasern können offenbar unmöglich miteinander identisch sein: denn die Längsfasern in den frontalen Schnitten können wir in den parallelen Schnitten unmöglich als Fasern, sondern nur als quergetroffene Fasern, also als rundliche oder oblonge Körperchen zu Gesicht bekommen. Und umgekehrt: die Längsfasern in parallelen Schnitten können wir wiederum in Frontralschnitten nur als quergetroffene Fasern sehen. Die Verlaufsrichtung der beiden Fasersysteme ist also offenbar nicht miteinander identisch.

Vergleichen wir nun die einzelnen bei jeder Schnittrichtung festgestellten Faserarten miteinander, so ergeben sich folgende Verhältnisse:

Die parallel zur Längsachse der Zelle verlaufenden Fasern in den frontalen und sagittalen Schnitten sind miteinander identisch und verlaufen vom str. cylindricum gegen das str. corneum; in parallelen Schnitten dagegen sind das ganz andere Fasern und zwar solche, die vom distalen zum proximalen Ende verlaufen.

Die Querfasern sind in den frontalen und parallelen Schnitten identisch, in sagittalen dagegen finden wir sie als quergetroffene Fasern.

Die vom distalen zum proximalen Ende verlaufenden Fasern treten uns in den frontalen Schnitten als quergetroffene Fasern

entgegen, in sagittalen als Querfasern und endlich in den parallelen Schnitten nehmen sie ihren natürlichen Verlauf.

Aus dem Vergleich aller in den Schnitten gewonnenen Bilder ergibt sich somit, dass wir in den Epidermiszellen dreierlei Fasern zu unterscheiden haben:

1. Longitudinale Fasern, die vom distalen zum proximalen Ende verlaufen,
2. Transversale Fasern, die rechts und links von jeder Zelle abgehen und
3. Perpendikuläre Fasern, die vom stratum cylindrium gegen das stratum corneum verlaufen.

Das ist der Grundtypus des Faserverlaufes in den Epidermiszellen. Selbstverständlich geht derselbe nicht immer mit mathematischer Genauigkeit vor sich. Die unwesentlichen Abweichungen von dem Typus hängen lediglich von der Konfiguration und der Lage der einzelnen Zellen ab.

Wenden wir uns jetzt zu der Frage nach der Beschaffenheit der Intercellularbrücken. Einige Autoren bezeichnen die letzteren als Protoplasmafasern, die mit einer Hülle versehen sind, die entweder von der Interfibrillarsubstanz (Ranvier[1]), oder von der Zellmembran stammt (Ramon y Cajal[2]), Kromayer[3]). Andere dagegen vermissen an den Brücken eine Scheide und bezeichnen sie entweder als Fortsetzungen der Zellmembran (Manile Ide[4]), Kölliker[5]) oder des Protoplasmas selbst (Kölliker[5]).

Vor allem wollen wir noch feststellen, ob die Epidermiszellen tatsächlich eine Membran besitzen. Dabei werden wir uns mit der Unnaschen Lehre zu befassen haben, derzufolge den

---

[1]) Ranvier: Sur la structure des cellules du corps muqueux. Comptes rend., 1882.

[2]) Ramon y Cajal: Contribution à l'étude des cellules anastomosées des épithelioms parimenteux stratifies. Internat. Monatsschr. f. Anatomie, Bd. III, 1886.

[3]) Kromayer: Archiv für Dermatologie und Syphilis, Bd. 22, 1890, S. 587.

[4]) Manile Ide: La membrane des cellules du corps muqueux de Malpighi. La Cellule, T. IV, 1888, ferner: Nouvelles observations sur les cellules épitheliales. Ebenda, T. V, 1889.

[5]) Kölliker: Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl., 1889, S. 191—192.

Stachelzellen der Epidermis eine bis jetzt ganz übersehene homogene Membran zukommt.

Unna[1]) versuchte auf Grund der Resultate, die er mit seiner neuesten Färbemethode der Protoplasmafasern erzielt hat, unsere Auffassung der Epidermiszellen einigermassen zu modifizieren. Er verlegte nämlich die Grenze der Epidermiszellen an diejenige Stelle des Intercellularraumes, wo die Bizzozeroschen Knötchen auftreten. Durch die letzteren wird der Intercellularraum in zwei Teile geteilt, von denen jeder zu einer Zelle gehört. Diesen homogenen, „ganz schwach hellviolett" gefärbten Teil des Intercellularraumes bezeichnet Unna als die Membran der Stachelzelle, die bis jetzt ganz übersehen wurde.

Die linearen Verbindungen der Knötchen, die H. Rabl beschrieben hat, sind nichts anderes, als die äusseren Zellgrenzen selbst.

Selbstverständlich ist Unna gezwungen, in jedem Intercellularraum zwei solche Zellgrenzen anzunehmen und zwischen beiden „einen äusserst feinen kapillaren Raum" zu supponieren.

Gegen das str. corneum zu wird die homogene Membran immer schmäler, bis schliesslich nur die intercellulären Punktreihen an Stelle der Zellgrenzen sichtbar sind.

Die Membran der Hornzelle, deren Auftreten bis jetzt dadurch, dass man an der Stachelzelle kein selbständiges, vom übrigen Protoplasma abgegrenztes Gebilde nachweisen konnte, unklar war, ist somit nichts anderes, als die verhornte homogene Membran der Stachelzelle.

In den basalen Zellen ist die Membran nirgends nachzuweisen, sie beginnt erst deutlich zu werden in der zweiten Reihe der Epithelien, und zwar dort, wo zuerst die Bizzozeroschen Knötchen deutlich erkennbar sind, deren Vorhandensein an das der Membran geknüpft ist.

Wir sehen somit, dass Unna den Intercellularraum, den wir bis jetzt als Lymphraum angesehen haben, ganz auflässt und ihm eine ganz andere morphologische Deutung vindiziert.

Man sollte doch meinen, dass Unna für eine so wichtige Modifikation unserer Auffassung der Epidermiszellen triftige Gründe, zum mindesten aber stichhaltige Argumente vorzubringen in der Lage ist. Indessen ist der einzige Beweis für

[1]) Unna: l. c.

diese Lehre ein sehr fraglicher färberischer Effekt. Denn mit seiner Färbemethode erzielte er nur einen „ganz schwach hellvioletten" Ton des ganzen Intercellularraumes, der übrigens auf den beigegebenen Abbildungen kaum angedeutet ist.

In den basalen Zellen fehlt noch eine Membran vollständig und gleich in der zweiten Zellenreihe tritt sie auf. Unna unterliess aber, diese auffallende und seine Lehre stark beeinträchtigende Erscheinung aufzuklären, wieso in den nächsten Abkömmlingen einer Zelle, die einer Membran vollständig entbehrt, auf einmal eine Membran auftreten kann? Wie ist diese Membran entstanden? Denn eine derartige Membran könnte nur in der Weise entstehen, dass am Rand des Protoplasmas die Fasern verloren gehen und dass eine immer grösser werdende Destruktion desselben Platz greift. Und wenn man in manchen Objekten die Breite dieser vermeintlichen Membran ins Auge fasst, so sollte man doch meinen, dass es möglich wäre, ihre Entstehung zu verfolgen. Das unterliess Unna vollständig.

Der Rand der homogenen Membran bildet aber noch keineswegs die Zellgrenze selbst. Als solche deutet Unna, wie bereits erwähnt, die sogenannten linearen Verbindungen der Knötchen, die auf den Abbildungen Unnas deutlich dargestellt sind.

Wir hätten somit in einer Epidermiszelle zu unterscheiden: 1. das nach aussen scharf abgegrenzte Protoplasma, 2. eine relativ breite homogene Membran und 3. eine ziemlich deutlich gefärbte Zellgrenze, die dadurch, dass sie das Färbegemisch Unnas mehr aufnimmt, jedenfalls anders beschaffen zu sein scheint als die homogene Membran selbst.

Ich habe nun versucht, mit verschiedenen Reagentien die Zellen der Stachelschicht sowohl an Schnitten als auch an Zupfpräparaten zu behandeln, um die Unnasche Membran entweder zur Schrumpfung zu bringen, abzuheben oder zu isolieren. Das ist vollständig misslungen. Selbstredend habe ich es auch nicht unterlassen, auf tinktoriellem Weg sowohl nach der Methode von Unna als auch mit einer ganzen Reihe von Farbstoffen die vermeintliche Membran darzustellen. Das ist mir ebenfalls nicht gelungen. Selbst wenn ich irgend einen färberischen Effekt des Intercellularraumes erzielt hätte, so hätte man noch immer daraus keine Zellmembran konstruieren können, denn es wäre noch immer

in erster Linie daran zu denken, ob wir es hier nicht mit gefärbter Lymphe zu tun haben.

Die Teilung des Intercellularraumes in zwei Teile resp. zwei Membranen, wobei die Knötchen die Grenze derselben darstellen, ist schon auch deswegen unhaltbar, weil die Knötchen, wie es auch aus den Literaturangaben ersichtlich ist, mitunter ganz fehlen. Was ist in solchen Fällen als Membran anzusehen, deren Vorhandensein ja an das der Knötchen geknüpft ist?

Die linearen Verbindungen der Knötchen, die die Unnasche Membran nach aussen abschliessen, also die äussere Zellgrenze bilden, und die doch in jeder Stachelzelle enthalten sein sollten (also in jedem Intercellularraum zwei), sind, wie wir unten sehen werden, durchaus keine konstanten Bildungen; dabei sehe ich ganz von der Deutung ab, die ich diesen vermeintlichen Verbindungen der Knötchen zu geben versuche.

Wenn also die vermeintlichen Zellgrenzen selbst mitunter fehlen können, so ist es ja klar, dass auch der äusserst feine kapillare Raum zwischen beiden fehlen muss. Er existiert überhaupt nicht, auch in solchen Zellen, zwischen welchen sowohl die Knötchen als auch ihre linearen Verbindungen vorhanden sind.

Aber auch zur Erklärung der nach der Verhornung der Epidermiszellen resultierenden Hornmembran ist die Annahme einer präformierten Membran kaum notwendig. Denn Unna war es ja gerade, der gelehrt hat, dass in den Epidermiszellen der Verhornungsprozess nur die Peripherie des Protoplasmas betrifft, und dass nur diese den histochemischen Prozess durchmacht, der zur Verhornung führt.

Nach all dem muss ich Unnas Versuch, unsere Auffassung der Epidermiszellen in der erwähnten Weise zu modifizieren, als vollständig misslungen bezeichnen. Die angeblich bis jetzt ganz übersehene Membran der Stachelzelle ist eben keine Membran, sondern ist nur ein Teil des Intercellularraumes, der sich weder durch die Knötchen, noch durch die linearen Verbindungen in zwei Teile teilen lässt.

Seit den grundlegenden Untersuchungen von Key und Retzius,[1]) welchen es gelungen ist, die Intercellularlücken der Keimschicht vom Subcutangewebe aus zu injizieren und durch die

[1]) Key und Retzius: Biologische Untersuchungen, 1881.

weiteren Arbeiten von Cohn,[1]) Flemming[2]) u. a. müssen wir an der Auffassung des Intercellularraumes als Lymphraum unbedingt festhalten.

Es musste des weiteren untersucht werden, ob sich vielleicht am Protoplasma selbst eine Membran nachweisen lässt. Ich habe zu diesem Zweck eine ganze Reihe von Objekten sowohl an Schnitten als auch an Zupfpräparaten untersucht und es gelang mir weder mit Reagentien noch mit Farbstoffen eine Membran darzustellen. Die Quelle also, aus welcher die Intercellularbrücken ihre vermeintliche Hülle beziehen, existiert überhaupt nicht.

Untersuchen wir jetzt die Brücken selbst, so lässt sich an ihnen absolut keine Hülle nachweisen. Und ich glaube auch nicht, dass eine solche von jemand direkt beobachtet worden ist. H. Rabl schliesst sich Ramon y Cajal an nicht etwa infolge direkter Beobachtungen, sondern nur deshalb, weil er glaubt, dass man, falls die Brücken keinen Mantel hätten, in den Epidermiszellen selbst ebenso starke Fasern finden müsste, was aber nicht der Fall ist.

Die Brücken sind aber durchaus nicht dicker als die Fasern innerhalb der Zelle. Ich habe eine grosse Anzahl von Präparaten von verschiedenen Objekten untersucht und fand ebenso wie Weidenreich,[3]) dass die Brücken dasselbe Kaliber haben, wie die Fasern innerhalb der Zelle. Es liegen auch sonst gar keine Anhaltspunkte vor, die die Annahme einer besonderen Hülle an den Brücken rechtfertigen würden.

Die Regel ist es, dass sowohl im str. cylindricum (Taf. XXVII, Fig. 1 T) als auch im str. spinosum die Fasern direkt in die Brücken übergehen.

Brücken als besondere Bildungen existieren nicht: es sind das dieselben Fasern, die von Zelle zu Zelle verlaufen und in ihrem Verlauf die Intercellularräume passieren.

Gehen wir jetzt zu den sogenannten Knötchen über, die als integrierende Bestandteile der Brücken angesehen werden.

[1]) Cohn: Über Intercellularlücken. Anat. Hefte, Bd. 5.

[2]) Flemming: Über Intercellularlücken, I. Abt., S. 330. Anat. Hefte, I. Abt., Bd. 6. S. 13.

[3]) Weidenreich: l. c.

Während Bizzozero[1]) die Knötchen, die er zuerst beschrieben hat, als Verlötung zweier sich entgegenkommender Stacheln bezeichnet, betrachtet sie Ranvier[2]) als elastische Knötchen, welche die Entfernung der Stachelzellen ohne Trennung des Zusammenhanges innerhalb gewisser Grenzen ermöglichen. Er vindizierte den Knötchen deshalb diese Bedeutung, weil er beobachtete, dass sie nur an kurzen Verbindungsbrücken zu finden sind, nicht an den langen, welche entfernte Zellen miteinander verbinden.

Ramon y Cajal[3]) erklärt die spindelförmigen Anschwellungen in folgender Weise: Bei starkem Zug reisst der Mantel der Brücken und fliesst nach der Brückenmitte, wo durch Umrollung ein Knötchen entsteht. Er kommt zu dem Schluss deshalb, weil er beobachtet hat, dass die Anschwellung nur in weiten Intercellularräumen zu finden ist.

Während Reinke[4]) die Vermutung ausspricht, dass die Knötchen vielleicht den multiplen Körperchen entsprechen, die Flemming[5]) an Bindegewebs- und Hodenzellen beschrieben hat, glaubt Rabl,[6]) dass sie tatsächlich als Äquivalent der pflanzlichen Zellplatte anzusehen sind und bezeichnet sie auch als Dermatosomen.

Nach Kolosow[7]) fehlen die Knötchen gänzlich an den Brücken zwischen den basalen Zellen, ebenso an den Brücken zwischen diesen und den höher gelegenen Zellen, oder kommen hier nur andeutungsweise zum Vorschein. In den mittleren Zellschichten fehlen sie nie, falls nur die Intercellularräume mehr oder weniger erweitert sind; falls aber diese Räume sehr verengt sind, so fehlen sie. Diese letztere Tatsache berechtigt Kolosow zur Annahme, dass die Anschwellungen nicht präformiert

[1]) Bizzozero: Sulla struttura degli Epithels pavimentosi stratificati. Rendiconti Real. Instit. Lombardo, Serie II, Vol. III, Fasc. XVI, 1870 in Moleschotts Untersuchungen, Bd. XI.

[2]) Ranvier: Nouvelles recherches sur le mode d'union des cellules du corps muqueux. Comptes rend., 1879.

[3]) Ramon y Cajal: l. c.

[4]) Reinke: Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43, 1894, S. 380.

[5]) Flemming: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 37.

[6]) Rabl: l. c.

[7]) Kolosow: Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes, besonders der Drüsenepithelien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 52, 1898, S. 78.

sind und keine elastischen Organe darstellen. Bei der Erweiterung der Intercellularräume bilden sich die Knötchen durch irgend welche Umstände (?) gelegentlich aus, und zwar wahrscheinlich deshalb, weil überall dort, wo sie auftreten, die Brückensubstanz weniger kompakter und weniger ausdehnbar (?!) ist, als das übrige Zellprotoplasma, so dass beim Auseinanderrücken benachbarter Zellen hauptsächlich die Brückenenden ausgedehnt werden, während ihre Mitte fast keiner Veränderung unterliegt und dadurch als rundliche oder vielmehr walzenförmige Verdickung erscheint.

Weidenreich[1]) fand die Knötchen sowohl in schmalen als auch in weiten Intercellularräumen, so dass die verschiedenen Deutungen, die ihnen gegeben wurden, keine Berechtigung haben. Weidenreich betrachtet sie ähnlich wie Reinke und Rabl als eine aus der Zeit der Zellteilung persistierende Bildung.

In der oben ausführlich erörterten Arbeit äussert sich Unna[2]) über die Knötchen folgendermassen: „Meiner Meinung nach ist die Verdickung nur eine scheinbare. Es zeigt sich nämlich, dass diejenigen Teile des Faserapparates zu gleicher Zeit dicker erscheinen und sich stärker mit Safranin färben lassen, welche teilweise oder ganz nackt, d. h. von Protoplasma frei verlaufen. Der verdickte und gleichzeitig stärker durch Safranin gefärbte Punkt der Faser ist also nur derjenige Teil der Faser, welcher in dem äusserst feinen kapillaren Raum zwischen beiden Zellmembranen nackt zutage tritt. Sowie die Faser von hier aus in die Membran der Zelle eintritt, ändern sich mit ihrer Umhüllung mit Protoplasma ihre tinktoriellen Eigenschaften, sie erscheinen schwächer, basophil und feiner."

Polverini[3]) untersuchte ödematöse Haut, in der infolgedessen die Retezellen mehr oder weniger voneinander entfernt waren. Die knötchenförmigen Verdickungen der Intercellularbrücken sind trotz der Spannung erhalten. Ranviers Ansicht, dass die Knötchen elastische Elemente darstellen, ist unzutreffend, sonst müssten sie verschwinden oder mindestens an Umfang abnehmen.

---

[1]) Weidenreich: l. c., S. 188.

[2]) Unna: l. c.

[3]) Polverini: Lo sperimentale VI, 1904. Referat in Unnas „Monatshefte", Bd. 40, S. 329.

Schridde[1]) vermisst in der Basalschicht die Knötchen. In den höheren der Oberfläche näher gelegenen Zellschichten tritt in der Mitte der Brückenfaser eine Verdickung auf: zunächst langspindelige Auftreibungen, dann spindelförmige Verbreiterungen und in den höheren Schichten knopfförmige Verdickungen. Konform dem, dass in den höheren Schichten in zunehmendem Maße eine Verkürzung der Brückenfasern auftritt, also dort, wo knopfförmige Verdickungen auftreten, findet man immer kurze Brückenfasern, während dort, wo sich spindelige oder längsspindelige Verdickungen zeigen, weite Intercellularräume und lange Brückenfasern.

Aus dieser Zusammenstellung der vorliegenden Literaturangaben ist es wohl zur Genüge ersichtlich, dass wir über die Beschaffenheit und die Genese dieser Knötchen nur sehr wenig Positives wissen, und das dürfte zum Teil auch den Schwierigkeiten zuzuschreiben sein, die sich bei der Untersuchung dieser kleinen Gebilde ergeben. Das gab mir Veranlassung genug, der Sache mit der grössten Sorgfalt nachzugehen.

Dass wir es hier mit keinen konstanten Bildungen zu tun haben, ist schon aus den Literaturangaben ersichtlich. Unrichtig ist nur die Angabe sowohl derjenigen Autoren, die die Knötchen nur an den kurzen Brücken, als auch derjenigen, die sie nur an den langen Brücken vermissen. Dafür gibt es eben gar kein konstantes Verhalten: sie können sowohl an langen wie an kurzen Brücken fehlen. Deswegen sind auch sämtliche an dieses vermeintliche Verhalten geknüpften Erklärungsversuche (Ranvier, Cajal, Kolosow) ganz unzutreffend. Aber auch die Erklärung von Reinke, H. Rabl, Weidenreich scheint mir schon deswegen nicht stichhaltig zu sein, weil sie uns nicht sagt, weshalb die „Dermatosomen" in einem Fall persistieren und im anderen nicht, und weil sie uns nicht sagt, warum sie überhaupt persistieren. Denn es müssten ja irgend welche Ursachen vorhanden sein, weshalb gerade in der Epidermis Bildungen, die im ausgebildeten tierischen Organismus nur in äusserst seltenen Fällen vorkommen, hier mehr oder weniger regelmässig anzutreffen sind.

Vor allem möchte ich nun untersuchen, ob wir es hier tatsächlich mit Knötchen zu tun haben und ob sie tatsächlich einen integrierenden Bestandteil der Brücken bilden.

[1]) Schridde: l. c., S. 298 ff.

Man hat diese Gebilde als Knötchen bezeichnet und diese Bezeichnung ging einfach von einem Autor zum anderen über, gerade so wie die Angabe, dass sie einen integrierenden Bestandteil der Brücken bilden. Am vorteilhaftesten untersucht man zu diesem Zweck etwa die mittlere Region des str. spinosum, und zwar auch an solchen Objekten, in denen die Intercellularräume einigermassen erweitert sind.

Ich finde nun, dass sowohl die Grösse als auch die Form dieser Knötchen eine äusserst variable ist. In manchen Partien findet man in der Mitte der Intercellularräume in einer Reihe zierlich angeordnet ebenso viele Knötchen von ausgesprochener kugeliger Gestalt und von ganz gleicher Grösse als Brücken vorhanden sind (Taf. XXVII, Fig. 2, 3). In manchen Intercellularräumen wiederum variiert die Grösse der Knötchen ausserordentlich; es kommt sogar vor, dass wir in einem und demselben Intercellularraume Knötchen von verschiedener Grösse finden.

Neben diesen Knötchen von ausgesprochener kugeliger Gestalt findet man aber ziemlich oft solche, die eine ausgesprochene oblonge, oder solche, die eine stäbchenartige Form besitzen (Taf. XXVII, Fig. 4). Man könnte im ersten Moment daran denken, dass die Knötchen etwa ihre Elastizität eingebüsst haben und, dem Zuge folgend, ihre ursprüngliche kugelige Form entsprechend verändert haben. Man wird aber sofort eines anderen belehrt, wenn man neben Intercellularräumen, die stäbchenförmige Knötchen aufweisen, auch solche findet, in welchen die letzteren eine ausgesprochene kugelige Form besitzen und unbedingt, wenn die erwähnte Supposition richtig wäre, demselben Zuge folgen und dadurch ihre Form verändern müssten.

Was nun die Lage der Knötchen betrifft, so fand ich, dass sie nicht immer in die Mitte der Brücken zu liegen kommen, wie das allgemein beschrieben wird. Ich fand sie wiederholt auch mehr dem einen oder dem anderen Ende der Brücke genähert. Ja selbst hart an der Grenze des Protoplasmas fand ich nicht selten sowohl kugelige als auch stäbchenartige Knötchen (Taf. XXVII, Fig. 3).

Versucht man mit starken Linsen, bei guter Beleuchtung und guter Färbung über die Zugehörigkeit der Knötchen zu den Brücken sich zu vergewissern, so kommt man auf ganz merkwürdige Verhältnisse.

Untersucht man zu diesem Zweck lange und nicht sehr dicke Brücken und stellt auf die letzteren oberflächlich ein, aber so, dass man sie noch gut sieht, so bemerkt man keine Spur vom Knötchen. Erst bei tiefer Einstellung wird man das letztere gewahr. Es kommt aber auch umgekehrt vor: bei flacher Einstellung ist das Knötchen sofort sichtbar, bei etwas tieferer, bei der aber die Brücke noch gut zu sehen ist, ist keine Spur vom Knötchen wahrzunehmen.

Wenn diese vermeintlichen Knötchen tatsächlich einen integrierenden Bestandteil der Brücken bilden, wenn sie tatsächlich eine Verdickung der Brücken darstellen würden, müsste man sie bei flacher Einstellung sofort sehen. Man könnte schliesslich einwenden, dass es sich vielleicht nur um eine partielle Verdickung handelt, die entweder den oberen oder den unteren Teil der Brücken betrifft. Dem ist aber keineswegs so. Fortgesetzte sorgfältige Untersuchungen haben mich überzeugt, dass die Knötchen keine Verdickungen der Brücken darstellen, dass sie überhaupt keinen Bestandteil der Brücken bilden, dass sie nur den Brücken anliegen aber keinesfalls zu ihnen gehören. Die Richtigkeit dieser Beobachtung konnte ich noch mehr dadurch erhärten, dass ich nicht selten Knötchen fand, die entweder zwischen den Brücken oder abseits von denselben lagen.

Ich fand sogar Intercellularräume, die wenige Brücken enthielten, dafür aber eine grössere Anzahl freiliegender Knötchen. Es fragt sich aber, warum und wozu bilden sich überhaupt Knötchen an den Brücken? Wir haben gezeigt, dass die letzteren nichts anderes als die Fortsetzungen der Fasern darstellen, die innerhalb der Zellen verlaufen. Wenn da irgendwelche, sei es mechanische, sei es andere Momente, im Spiel wären, so müsste man ähnliche Veränderungen auch an den Fasern selbst finden. Warum gerade nur an diesem geringen Teil der Fasern?

Auch diese Erwägungen bestärkten mich darin noch mehr, dass meine Beobachtung, dass die Knötchen nicht zu den Brücken gehören, eine in jeder Hinsicht zutreffende ist.

Ich weiss wohl, dass meine Angaben auf starken Widerspruch stossen werden. Ich glaube aber, dass objektive, sorgfältige Beobachtung zu demselben Resultat führen wird, zu dem ich gelangt bin.

Hervorheben möchte ich noch, dass man, soweit ich aus der Literatur ersehe, die Frage, ob die Knötchen tatsächlich zu den Brücken gehören, nicht einmal in Erwägung gezogen hat. Man hat das, ich möchte sagen, als Überlieferung, als feststehend angesehen.

Bevor ich zu der Frage übergehe, was eigentlich die Knötchen darstellen, möchte ich noch einer Bildung Erwähnung tun, über deren Wesen uns die Literatur keinen befriedigenden Aufschluss gibt.

H. Rabl[1]) hat zuerst beobachtet, dass die Knötchen in den Intercellularräumen auf lange Strecken durch Fasern verbunden sind. Zuweilen findet aber Rabl, dass die Verbindungslinie zwischen den Knötchen nicht immer eine Faser ist, sondern ab und zu auch den Querschnitt einer Membran darstellt, da sie sich bei genauer Einstellung der Mikrometerschraube durch die ganze Dicke des Schnittes verfolgen lässt. Wenn Erythrocyten zwischen Membran und Zelle zu liegen kommen, fehlen an solchen Stellen die Intercellularbrücken von der Zelloberfläche bis zu den Knötchen ganz. Die Verbindungslinie zwischen den letzteren ist dagegen wohl erhalten und dokumentiert dadurch, dass sie nicht eine Faser, sondern den Querschnitt einer Membran bedeutet. Es handelt sich demnach, meint Rabl, um eine bald rudimentäre, bald wohlentwickelte Scheidewand zwischen den Epithelzellen.

Ich muss gestehen, dass für mich diese Verbindungslinie, die mitunter auch den Querschnitt einer Membran darstellen soll, ganz unerklärlich war. Woraus besteht sie? Woher stammt sie?

Weidenreich[2]) ist es überhaupt nicht gelungen, eine Verbindungslinie zwischen den Knötchen zu sehen.

Für Unna[3]) dagegen ist das, was die Knötchen verbindet, nichts anderes, als die äusseren Zellgrenzen selbst, also Bildungen, die, wie wir oben bereits erörtert haben, die vermeintliche homogene Membran nach aussen abschliessen.

Wenn man diejenigen Intercellularräume in Betracht zieht, in welchen die gleich grossen Knötchen dicht aneinander gereiht und regelmässig in einer Line angeordnet sind, so glaubt man,

[1]) H. Rabl: l. c., S. 437.

[2]) Weidenreich: l. c., S. 188.

[3]) Unna: Monatshefte, Bd. 37.

dass eine Verbindungslinie überhaupt nicht existiert, dass sie eben nur durch diese regelmässige dichte Anordnung der Knötchen vorgetäuscht wird. Untersucht man solche Intercellularräume, in welchen die Knötchen nicht so dicht aneinandergereiht sind, oder noch besser Intercellularräume, in welchen nur wenige Knötchen vorhanden sind, so überzeugt man sich, dass diese vermeintliche Verbindungslinie, wenn auch nicht immer, so doch in vielen Fällen, tatsächlich vorhanden ist. Gerade in solchen Intercellularräumen sieht man aber auch, dass diese „Verbindungslinie" die Knötchen überhaupt nicht miteinander verbindet, dass sie oft ganz unter die Knötchen zu liegen kommt. Dass dem tatsächlich so ist, beweist wohl am besten der Umstand, dass man in Intercellularräumen, in denen gar keine Knötchen vorhanden sind, eine dünnere oder dickere Faser finden kann, und zwar sowohl an den Quer- als auch an den Längsbrücken (Taf. XXVII, Fig. 2 Vl, Fig. 7 Vl). Die Beschaffenheit dieser „Verbindungslinien", ihr Verhalten den Farbstoffen gegenüber könnte schon darauf hinweisen, dass wir es hier vielleicht mit denselben Fasern zu tun haben, die wir im Protoplasma finden. Noch mehr könnte man in dieser Auffassung dadurch bestärkt werden, dass es mir nicht selten gelungen ist, diese „Verbindungslinien" direkt in die Zellen hinein zu verfolgen (Taf. XXVII, Fig. 2, 7). Allein auch diese Momente wären für unsere Annahme noch unzulänglich. Erst die Beantwortung der Frage, woher diese Fasern stammen, könnte endgültigen Aufschluss über ihre Beschaffenheit geben.

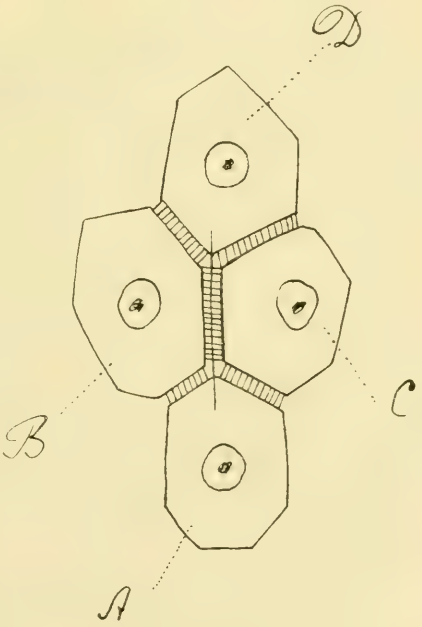
Wir haben oben gezeigt, dass wir im Protoplasma der Epidermiszellen dreierlei Fasern zu unterscheiden haben, die nach drei Richtungen verlaufen und dadurch miteinander sich kreuzen.

Nach Feststellung dieser Tatsache musste ich mir die Frage vorlegen, wie verhalten sich in dieser Beziehung die Brücken in den Intercellularräumen, die ja nichts anderes als Fortsetzungen der Fasern darstellen, kommt es auch hier zur Kreuzung derselben?

Wenn sämtliche Epidermiszellen von ganz gleicher Grösse und gleicher Form wären, wenn also auch die Intercellularräume ganz gerade parallele und senkrechte Räume bilden würden, so hätten wir folgendes Verhalten der Fasern:

1. Die Längsfasern würden aus einer Zelle in toto in die andere eintreten, da sie sämtlich in der letzteren Platz hätten und auf dem Wege zwischen beiden würden sie die Längsbrücken bilden.
2. Die transversalen Fasern würden aus einer Zelle in toto in die andere eintreten und auf dem Wege zwischen beiden die Querbrücken bilden, und
3. würde dasselbe mit den perpendikulären Fasern der Fall sein. Wir hätten somit in jedem Intercellularraum nur eine Art von Fasern.

Nun variiert aber bekanntlich sowohl die Form als auch die Grösse der Zellen ausserordentlich. Und wir sehen oft, dass Fasern, die aus einer Zelle austreten, vor sich keine gleich grosse Zelle haben, in welche sie in toto eintreten könnten. Die Fasern sind dadurch gezwungen, sich in mehrere Portionen zu teilen, von welchen jede in eine andere Zelle eintritt, wie wir das schon oben ausführlich erörtert haben.



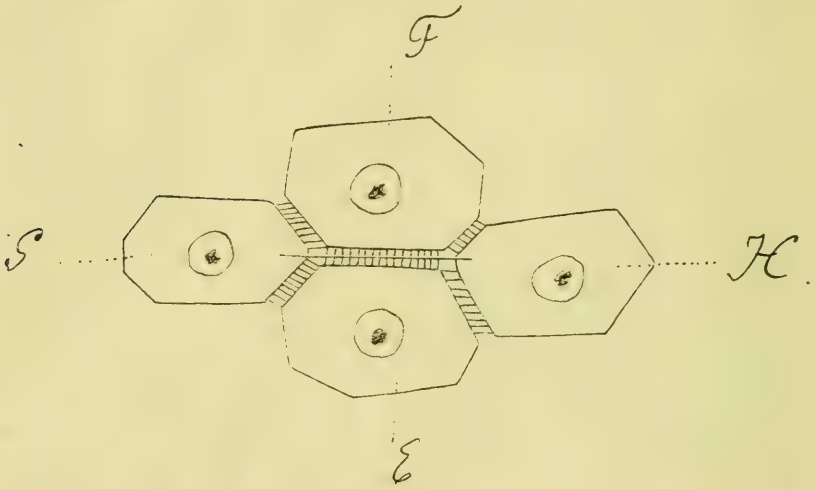
Schema I.

Denken wir uns eine Reihe von Epidermiszellen in situ: eine Zelle A, oberhalb derselben zwei nebeneinander liegende Zellen B und C. Ein Teil der perpendikulären Fasern geht von Zelle A zur Zelle B, der andere Teil zur Zelle C, der mittlere jedoch findet bei seinem Austritt nur einen Intercellularraum B C, welchen er passieren muss, um in eine Zelle D zu gelangen, welche oberhalb B und C liegt.

Denken wir uns wiederum eine andere Reihe von Zellen in situ: zwei übereinander liegende Zellen E und F, rechts und links je eine Zelle G und H. Ein Teil der transversalen Fasern geht von Zelle G zur Zelle F, der andere Teil zur Zelle E, der

mittlere jedoch muss, um zur Zelle H zu gelangen, den Intercellularraum EF passieren, und kreuzt auf diese Weise die von E zu F verlaufenden perpendikulären Fasern.

Solchen Bildern, wie ich sie in Schema I und II dargestellt habe, begegnet man auch tatsächlich an Schnitten. Dass es nur gelingt höchstens zwei Fasern in einem Intercellularraum zu finden, ist nur im Schnitt gelegen, der eben nicht mehr Fasern trifft.



Schema II.

Jetzt, glaube ich, liegt es klar auf der Hand, was eigentlich die „Verbindungslinien" Rabls darstellen. Hat schon das tinktorielle Verhalten einerseits, der Umstand, dass ich diese vermeintlichen Verbindungslinien in die Zelle hinein verfolgen konnte, andererseits nahegelegt, dass wir es hier mit Protoplasmafasern zu tun haben, so habe ich jetzt gezeigt, in welcher Weise diese „Verbindungslinien" zustande kommen.

Ich versuchte noch die Angabe Rabls zu prüfen, derzufolge es mitunter gelingt, bei genauer Einstellung mit der Mikrometerschraube sich davon zu überzeugen, dass die Verbindungslinie zwischen den Knötchen nicht immer eine Faser, sondern ab und zu auch den Querschnitt einer Membran darstellt, die man durch die ganze Dicke des Schnittes verfolgen kann.

Mir gelang dieser Nachweis nicht. Vielleicht hat Rabl zu dicke Schnitte verwendet und ist dadurch Täuschungen

unterlegen. Wie sollen denn diese „Verbindungslinien“ Querschnitte von Membranen (Scheidewand zwischen den Epithelzellen) darstellen in solchen Fällen, wo wir in einem Intercellularraum zwei solche „Verbindungslinien“ finden?

Nach diesen Auseinandersetzungen wenden wir uns zu der Frage, was eigentlich die Knötchen darstellen.

Stellen wir uns eine Reihe von Epidermiszellen in situ vor, etwa wie in Schema I, und denken wir uns eine Zelle K, die vor den Zellen B und C liegt. Ein Teil der Längsfasern der Zelle K geht in die Zelle B, der andere Teil in die Zelle C, der mittlere, um in eine Zelle L zu gelangen, die hinter den Zellen B und C liegt, muss den Intercellularraum BC passieren. Wir hätten somit im letzteren, wenn wir noch diejenigen Fasern hinzurechnen, die von A zu D und von B zu C verlaufen, alle drei Faserarten vertreten. Machen wir durch die Zellgruppe BCKL einen parallel zur Oberfläche der Haut geführten Schnitt, so finden wir im Intercellularraum BC:

1. Die von den transversalen Fasern gebildeten Querbrücken,
2. die mittlere Partie der Längsfasern, die von Zelle K durch den Interzellularraum BC zu Zelle L verlaufen, und
3. die quergetroffenen perpendikulären Fasern, die von A zu B, C und D verlaufen.

Machen wir durch dieselbe Zellgruppe einen Frontalschnitt, so finden wir im Intercellularraum BC folgendes:

1. Die Querbrücken, die die Zellen B und C miteinander verbinden,
2. die perpendikulären Fasern, die von Zelle A zu B, C und D verlaufen,
3. die quergetroffenen Längsfasern, die von K zu B, C und L verlaufen.

Denken wir uns jetzt Schema II mit einer vorn und einer hinten gelegenen Zelle M und N und machen wir durch diese Zellgruppe einen Sagittalschnitt. Wir finden dann im Intercellularraum EF folgendes:

1. Die Brücken, gebildet von den perpendikulären, von E zu F verlaufenden Fasern,
2. die von M zu E, F und N verlaufenden Längsfasern, und
3. die quergetroffenen, von Zelle G zu Zelle E, F und H verlaufenden transversalen Fasern.

Wir sehen somit, dass wir hauptsächlich durch den Umstand, dass die Zellen nicht von gleicher Grösse und Form sind und nicht in einer Ebene liegen, die drei Faserarten, die wir im Protoplasma nachgewiesen haben, in den Intercellularräumen wiederfinden. Selbstverständlich können wir in den letzteren an Schnitten von welcher Richtung immer nur zwei Faserarten finden, während die dritte uns nur als quer- oder schiefgetroffen entgegentritt.

Wenn man die vermeintlichen Knötchen mit den quergetroffenen Fasern im Protoplasma selbst vergleicht, so ist die Ähnlichkeit zwischen beiden absolut nicht zu verkennen. Je nachdem die Fasern, die ja teils gewunden, teils schief, teils gerade verlaufen, im Schnitt getroffen werden, erhalten wir grössere und kleinere, runde, dickere oder dünnere, oblonge oder stäbchenförmige Gebilde, genau so, wie wir das bei den Knötchen beschrieben haben. Noch in einer anderen Beziehung verhalten sich beide vollständig identisch. Es fällt nämlich auf, dass die vom Schnitt getroffenen Fasern viel intensiver gefärbt sind als die Fasern selbst. Ich glaube, dass das nur dem Umstand zuzuschreiben ist, dass der Farbstoff in die angeschnittenen Fasern die Möglichkeit hat viel besser einzudringen, als in die Faser selbst. Und aus demselben Grunde eben glaube ich, sind auch die Knötchen genau so intensiv gefärbt wie die angeschnittenen Fasern. Die Erklärung Unnas, dass die Knötchen deswegen intensiver gefärbt erscheinen, weil sie ganz nackt, d. h. frei vom Protoplasma verlaufen, scheint mir schon deswegen nicht stichhaltig zu sein, weil ja die angeschnittenen Fasern im Protoplasma selbst genau so intensiv gefärbt sind wie die Knötchen ausserhalb desselben. Allerdings wäre die Ähnlichkeit allein unter keinen Umständen genügend, um die Knötchen mit den im Schnitt quergetroffenen Fasern zu identifizieren. Erst durch den Nachweis, dass man die drei Arten von Protoplasmafasern auch in den Intercellularräumen finden kann, von welchen aber eine Faserart nur quer- oder schiefgetroffen wird, sind wir in der Lage, die Ansicht, dass die Knötchen besondere Bildungen darstellen, die zu den Brücken gehören, als vollständig verfehlt zu bezeichnen.

Es existieren somit überhaupt keine Knötchen, das, was uns als solche an Schnitten entgegentrat, ist nichts anderes, als im Schnitt getroffene Fasern.

Das variierende Verhalten der Knötchen in den Intercellularräumen lässt sich jetzt mit Leichtigkeit erklären. Es wird uns klar, weshalb die Knötchen regelmässig oder unregelmässig angeordnet sind, weshalb sie eine wechselnde Lage einnehmen, weshalb wir in einem und demselben Intercellularraum Knötchen von wechselnder Grösse finden. Es hängt das alles lediglich davon ab, wo und wie die Fasern in den Intercellularraum eintreten, an welcher Stelle sie die übrigen Fasern kreuzen und in welcher Weise sie im Schnitt getroffen werden. Es wird uns ferner klar, dass in solchen Fällen, wo keine Kreuzung der Fasern im Intercellularraum stattfindet, wir auch daselbst keine Knötchen finden können. Das kann selbstverständlich sowohl bei langen als auch bei kurzen Brücken vorkommen.

In der Basalschicht finden sich etwas abweichende Verhältnisse, die wir mit Rücksicht auf manche Literaturangaben noch erörtern müssen.

Wir haben gesehen, dass eine Reihe von Autoren, wie Kolosow, Unna, Schridde die Knötchen in der Zylinderzellenschicht ganz vermissen. Das ist aber nicht ganz zutreffend, denn die Knötchen sind auch in der Basalschicht vorhanden (Taf. XXVII, Fig. 1 K), nur kommen sie hier nicht so häufig vor, wie in der übrigen Stachelschicht. Stellen wir zunächst die Bedingungen fest, unter welchen in der Basalschicht Knötchen überhaupt vorkommen können, so werden wir in der Lage sein, die auffallende Differenz zwischen mir und den angeführten Autoren zu erklären. Das wird uns aber auch erklären, weshalb die Knötchen in der Basalschicht nicht so häufig vorkommen, wie in der übrigen Stachelschicht und weshalb sie mitunter ganz fehlen können.

Stellen wir uns eine Reihe von Basalzellen in situ vor: nebeneinander zwei Zellen A und B, vor denselben eine Zelle C, hinter denselben eine Zelle D. Ein Teil der longitudinalen Fasern der Zelle C geht zur Zelle A, eine anderer zur Zelle B, der mittlere durch den Intercellularraum A B zur Zelle D. Wir hätten somit im letzteren die von transversalen Fasern gebildeten Querbrücken und dieselben kreuzenden longitudinalen Fasern. Die dritte Faserart dagegen, die wir in der übrigen Stachelschicht finden, kann hier garnicht vorkommen, weil unter den

Zellen AB keine Zelle vorhanden ist, die ihre perpendikulären Fasern an sie abgeben könnte.

Machen wir durch die erwähnte Zellgruppe einen Frontalschnitt, so werden wir im Intercellularraum AB finden die von transversalen Fasern gebildeten Querbrücken und die quergetroffenen longitudinalen Fasern. Machen wir durch dieselbe Zellgruppe einen parallel zur Oberfläche geführten Schnitt, so werden wir im Intercellularraum AB überhaupt keine Knötchen finden, weil die perpendikulären Fasern fehlen.

Stellen wir uns wiederum eine andere Reihe von Zellen in situ vor: zwei hintereinander gelegene Zellen A und B, rechts vor denselben eine Zelle C, links eine Zelle D. Die transversalen Fasern gehen von der Zelle C zu den Zellen A und B und durch den Intercellularraum AB zu der Zelle D. Im Intercellularraum AB werden wir sehen die Querbrücken gebildet von den longitudinalen Fasern und die sie kreuzenden transversalen Fasern. Machen wir durch diese Zellgruppe einen Sagittalschnitt, so finden wir im Intercellularraum AB die Querbrücken gebildet von den longitudinalen Fasern und die quergetroffenen transversalen Fasern. Machen wir durch dieselbe Zellgruppe einen parallel zur Oberfläche geführten Schnitt, so werden wir im Intercellularraum AB keine quergetroffenen Fasern finden.

Wenn wir noch bedenken, dass die Konfiguration und die Anordnung der Zylinderzellen in der Basalschicht eine mehr regelmässige ist, dass also dadurch die Bedingungen, die zur Kreuzung der Fasern in den Intercellularräumen führen, hier weniger gegeben sind, als in der übrigen Stachelschicht, so wird uns klar, weshalb die Knötchen in der Basalschicht nicht so häufig vorkommen und in welcher Weise die erwähnte Angabe der Autoren zustande kommen konnte.

Mit dem Nachweis, dass das, was uns an Schnitten als Knötchen entgegentritt, keine selbständigen Gebilde, sondern quergetroffene Fasern darstellen, war die Sache noch nicht abgetan. Es musste nunmehr auch an Zupfpräparaten die Stichhaltigkeit dieser Lehre geprüft werden. Sind die Knötchen tatsächlich Bildungen, die man nur an Schnitten findet, so müsste man sie an Zupfpräparaten vollständig vermissen, oder es müsste gelingen, die Kreuzung der Brücken durch andere Fasern festzustellen.

Ich habe zu diesem Zweck eine Reihe von Objekten teils im frischen, teils im konservierten Zustand, an Zupfpräparaten untersucht.

Vor allem möchte ich auf einen Umstand hinweisen, der für unsere Annahme gewisse Anhaltspunkte bietet. Wenn man in einem Zupfpräparat genau auf die Oberfläche einer Epidermiszelle einstellt, so erhält man ein sehr zierliches Bild. Man sieht die ganze Oberfläche der Zelle von dunklen Körperchen bedeckt, die ihrer Grösse und Form nach den Knötchen ähnlich sind (Fig. 9). Es gelingt sehr leicht, über die Natur der letzteren in unzweideutiger Weise Aufschluss zu gewinnen. Durch entsprechende Umlagerung der Zelle resp. durch Rollen derselben, indem man das Deckglas mit der Nadel hin und her bewegt, überzeugt man sich, dass diese Körperchen keine selbständigen Gebilde, sondern lediglich optische Querschnitte der von der Oberfläche der Zelle austretenden Fasern darstellen.

Mitunter sieht man an der Oberfläche der Zelle kleinere oder grössere Gruppen von parallel verlaufenden Fasern und zwischen denselben regelmässig in einer Reihe angeordnet dunkle Körperchen (Taf. XXVII, Fig. 10). Diese Bilder erinnern lebhaft an diejenigen, die wir in den Intercellularräumen finden. Bei entsprechender Einstellung lässt sich wiederum der Nachweis führen, dass diese Körperchen ebenfalls optische Querschnitte von Fasern darstellen, die zwischen den parallel angeordneten verlaufen. Untersucht man jetzt die Intercellularräume in diesen Zellen, so findet man dennoch knötchenartige Bildungen, aber nur dann, wenn die Zellen ganz flach aufliegen. Gelingt es aber, dieselben durch Rollen unter einen Winkel zu stellen, so überzeugt man sich, dass die vermeintlichen Knötchen wiederum nichts anderes als optische Querschnitte von Fasern darstellen, die die Brücken kreuzen. Wir sehen somit, dass unsere Voraussetzungen als vollständig zutreffend sich erweisen. Dadurch glaube ich den endgültigen Beweis erbracht zu haben, dass die Knötchen in den Schnitten tatsächlich nichts anderes als quergetroffene Fasern darstellen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVII.

Fig. 1. Ein Sagittalschnitt durch die Basalschicht der menschlichen Epidermis. K = Knötchen am Intercellularraum A B, T = transversale Fasern. Reichert, Immers. 1/12, Komp.-Ok. 8.

Fig. 2. Ein Frontralschnitt durch die menschliche Epidermis. Vl, Vl' = Verbindungslinien, Q = quergetroffene Fasern. Reichert, Immers. 1/12, Okular 4.

Fig. 3. Ein Frontralschnitt durch die menschliche Epidermis. Aus der Zelle A treten die parallel zu ihren Längsachsen verlaufenden Fasern in drei höher gelegene Zellen. Dieselbe Vergr.

Fig. 4. Frontalschnitt durch die menschliche Epidermis. T = transversale Fasern. Reichert, 1/12 Immers., Komp.-Ok. 8.

Fig. 5. Frontalschnitt durch die menschliche Epidermis in der Nähe der Körnerschicht. T = transversale Fasern. Reichert, 1/12 Immers., Okular 4.

Fig. 6. Frontalschnitt durch eine embryonale Schweinsklaue (Embryo 16 cm). Dieselbe Vergr.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch die menschliche Epidermis. Vl = Verbindungslinie. Dieselbe Vergr.

Fig. 8. Ein parallel zur Oberfläche der menschlichen Haut geführter Schnitt. Reichert, Immers. 1/12, Ok. 3.

Fig. 9. Eine Epidermiszelle aus einem Zupfpräparat mit an der Oberfläche befindlichen dunklen Körperchen. Reichert, Immers. 1/12, Komp.-Okular 8.

Fig. 10. Eine ähnliche Zelle mit parallel verlaufenden Fasern und zwischen denselben die regelmässig angeordneten dunklen Körperchen. Dieselbe Vergr.

Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin.

Über Pigmentzellen in der Hornhaut des Schafes.

Vorläufige Mitteilung.

Von

Dr. **P. Alexander Cilimbaris.**

Über das Vorkommen von Pigmentkörnchen, Pigmentkörperchen und Pigmentflecken auf der Cornea ist schon in der Literatur berichtet worden. Die diesbezügliche einschlägige Literatur ist von Herrn Geheimrat Prof. Dr. H. Virchow auf das ausführlichste referiert im Schwalbeschen Jahresbericht. Hier seien kurz die Beobachtungen Fischers, Yamaguchis und Goldbergs erwähnt.

Fischer hat in der menschlichen Conjunctiva auf der Corneoscleralgrenze einen Pigmentfleck von etwa 1,5 mm gefunden. Yamaguchi fand grosse Pigmentflecke auf den zentralen Teilen der Hornhaut von zwei Schweinsaugen, vornehmlich in den tieferen Lagen des Epithels, teils in besonderen „Chromatophoren“ und teils in den basalen Epithelzellen selbst. Das Pigment hat, wie er angibt, keine Verbindung mit dem Cornealrande. Goldberg behauptet gesehen zu haben bei lebenden Menschen mit Hilfe des Czapskischen Cornealmikroskops (Objetive A_2 Oc. 4) fast ständig feine Pigmentkörnchen 9 μ gross und zwar in beweglichem Zustande, bei Cataract, Staphyloma posticum, bei Presbyopie und auch bei gesunden Menschen. Die von ihm untersuchten Augen sollen frei von Entzündungen gewesen sein. Zietschmann äussert sich über diesen Gegenstand in Ellenbergers Handbuch folgendermassen: „Vom Scleralbord aus, dessen Elemente bei fast allen Tieren reich an pigmentierten Bindegewebszellen sind, schieben sich bei den Haustieren mit Ausnahme des Pferdes und Esels Pigmentzellen auch zwischen die Lamellen der Cornea ein, und zwar erstrecken sie sich bei den kleinen Wiederkäuern und dem Schweine nur auf die der Übergangsstelle direkt benachbarten Teile, während beim Rinde in Ausnahmefällen Pigmentzellen bis zu 7 mm Entfernung von der Insertion der Irisfortsätze aus

zwischen den Cornealelementen zu finden sind. Bei der Katze schneidet das Pigment etwa mit einer senkrechten ab, die kurz vor der Übergangsstelle des Cornealepithels in das der Conjunctiva durch die Hornhaut angelegt wird. Mit Vorliebe sitzen die Pigmentzellen in den der Lamina elastica posterior benachbarten Partien. Beim Hunde endlich häuft sich das Pigment direkt an der Übergangslinie, schneidet aber mit ihr ziemlich scharf ab. Jedoch zieht sich ein schmaler Pigmentstrang an der elastischen Grenzhaut entlang, oftmals fast bis zur Höhe der Übergangsstelle des Conjunctivalepithels in das der Cornea hin. Es wird auf diese Weise im Schnitt am Corneafalz ein von Pigment umrahmter spitzer Winkel gebildet; es können auch Endothelien der Descemetischen Haut an diesen Stellen dichte Pigmenteinlagerungen zeigen."

Da ich in der Literatur über das Vorkommen richtiger Pigmentzellen in der normalen Hornhaut keine Angaben habe finden können, so sei es mir gestattet, kurz meine diesbezüglichen Befunde mitzuteilen, die vielleicht von manchen Gesichtspunkten aus von Interesse sein können.

Während meiner Untersuchungen über die Innervation der Augenmuskeln des Schafes habe ich auch die mit Methylenblau tingierten Nerven der Hornhaut des näheren untersucht.

Nach der Fixation und Aufhellung der Hornhaut in Xylol habe ich das vordere Epithel samt der Bowmanschen Membran und auch das hintere Epithel mit der Descemetischen Membran ganz entfernt, so dass nur die Substantia propria der Hornhaut mit ihren Nerven übrig blieb. Nach genauer mikroskopischer Untersuchung habe ich folgendes beobachtet:

In der Substantia propria der Hornhaut und zwar dicht unter dem vorderen Epithel legen sich den Ästen und Ästchen der beiden Nervenplexus der Hornhaut, Plexus subepithelialis und basalis, zahllose Pigmentzellen an, und zwar nicht nur nahe dem Cornealrande, sondern auch in der ganzen Fläche der Hornhaut. Diese Pigmentzellen unterscheiden sich von den an der Peripherie bekanntermassen massenhaft vorkommenden Pigmentzellen dadurch, dass sie etwas kleiner sind und helleres Pigment enthalten. Sie besitzen einen, zwei oder mehrere Ausläufer, die mit den Ausläufern benachbarter Pigmentzellen anastomosieren können. Sehr oft sieht man, dass die Nervenstämmchen, die aus der Peripherie der Hornhaut kommend durch die Substantia propria

hindurchziehen, mit einem ganzen Zug hintereinander sitzender Pigmentzellen beladen sind.

Dieser Zustand würde vielleicht eine Erklärung geben können über die Herkunft der in der Hornhaut vorkommenden Pigmentzellen. Man könnte nämlich annehmen, dass sie durch Einwanderung resp. Verlagerung infolge von nervösen Impulsen ihr neues Heim aufgesucht haben.

An dieser Stelle sei noch bemerkt, dass ich die Pigmentzellen bei allen derartig behandelten, ausgewachsenen Augen niemals vermisst habe; ich fand sie allerdings bald in geringerer, bald in grösserer Zahl; die Zahl derselben unterliegt also individuellen Schwankungen.

Bei den Schafsembryonen, die ich mit Methylenblau behandelt habe, habe ich die sehr interessante Beobachtung gemacht, dass sich derartige Pigmentzellen in der Hornhaut selbst nicht finden, aber an den Cornealscleralgrenzen massenhaft vorkommen und hier tief schwarzes Pigment enthalten.

Literaturverzeichnis.

1. Fischer, Eng.: Über Pigment in der menschlichen Conjunctiva. Anat. Anz., Ergänzungsh. zu Bd. 27, Verhdl. Anat. Ges., Genf 1905, S. 140—144.
2. Yamaguchi, X.: Beitrag zur Kenntnis der Melanosis Corneae. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk., Jahrg. 42, Bd. I, S. 117—125.
3. Goldberg, H.: Pigmentkörperchen an der Hornhauthinterfläche. Arch. f. Augenheilk., Bd. 58, 1907, S. 324—336.
4. Ellenberger, W.: Handbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Haustiere, 1906, Bd. I, S. 433.

Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin.

Histologische Untersuchungen über die Muskelspindeln der Augenmuskeln.

Von

Dr. **P. Alexander Cilimbaris.**

Hierzu Tafel XXVIII und XXIX und 9 Textfiguren.

Die heute gewöhnlich als Muskelspindeln bezeichneten Gebilde sind zuerst von Kölliker (4) im Jahre 1862 im Brusthautmuskel des Frosches gesehen und von ihm als Muskelknospen beschrieben worden. Die erste ausführliche Untersuchung erschien ein Jahr später und hatte den Physiologen Kühne (5) zum Verfasser, der auch diesen Gebilden dann den Namen Muskelspindeln beilegte. Während Kühne die von ihm bei der Ratte gefundenen Gebilde mit den Köllikerschen Muskelknospen nicht identifizierte, haben die späteren Untersuchungen, vor allem die von Kerschner (26 a) und Felix (28), gezeigt, dass es sich hier um identische Gebilde handelt und dass die von Fränkel (12) als umschnürte Bündel und die von Roth (24) als neuromuskuläre Bündel bezeichneten Bildungen ebenfalls hierher zu zählen sind.

Eine grosse Anzahl von Untersuchern hat sich in der Folge mit diesen interessanten Gebilden beschäftigt und die Literatur über sie ist eine recht umfangreiche. Es kann nicht meine Aufgabe sein, dieselbe hier erschöpfend zu referieren. Ich will mich nur auf die für meine Zwecke wichtigsten Daten beschränken, zumal, da schon von Regaud (61) und Pick (56 b) eine ausgezeichnete Übersicht über die einschlägige Literatur gegeben worden ist.

Was zunächst das Vorkommen der Muskelspindeln anlangt, so sind dieselben in fast allen Muskeln der Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere gefunden worden. Eine Ausnahme machen nach den Angaben der meisten Autoren die Muskeln der Orbita und die Muskeln des Kehlkopfs. Über die letzteren liegen überhaupt keine positiven Befunde vor und auch ich konnte bei keinem der untersuchten Tiere Muskelspindeln in

den Kehlkopfmuskeln auffinden. Bezüglich der Augenmuskeln wären zunächst die positiven Angaben von Crevatin (58) zu erwähnen, der spärliche Muskelspindeln in den Augenmuskeln des Ochsen und anderer Säuger gesehen haben will, doch sind diese Angaben so allgemein und wenig klar gehalten, dass irgend welche sichere Schlüsse aus ihnen nicht zu ziehen sind.

Auch Dogiel (34) erwähnt gelegentlich seiner Untersuchungen über die Endigung der sensiblen Nerven in den Augenmuskeln von Rind, Pferd, Hund und Katze spärliche Spindeln gesehen zu haben. Ich habe Hund, Katze, Pferd eingehend untersucht und richtige Muskelspindeln bei ihnen niemals gefunden.

Dann wären zu besprechen die Untersuchungen von Steinitz (62). Er hat Katze, Kaninchen und Ratte untersucht und beschreibt in deren Augenmuskeln zahlreiche Spindeln. Das, was der Autor jedoch unter einer Muskelspindel versteht, das weicht von dem herkömmlichen Begriff ganz wesentlich ab. Für ihn ist Muskelspindel jede Muskelfaser, die an irgend einer Stelle ihres Verlaufes eine grössere oder geringere Auftreibung aufweist und an der eine Nervenfaser, sie spiralig umwickelnd, endigt. Von einer bindegewebigen Scheide ist bei solchen Fasern keine Rede. Wir wissen aber durch die Untersuchungen von Dogiel und vieler anderer, dass eine derartige Endigung von Nerven an den Augenmuskelfasern ganz allgemein vorkommt. Es kann deshalb diese Art der Endigung uns in keiner Weise berechtigen, solche Muskelfasern als Spindeln aufzufassen. Noch weniger aber können Auftreibungen im Verlaufe einer Muskelfaser uns zu einer derartigen Auffassung berechtigen. Sie können einmal weiter nichts als Kontraktionsphänomene darstellen, andererseits ist auch das Auftreten von Kunstprodukten, hervorgerufen durch technische Manipulationen, keineswegs ausgeschlossen. Wir haben solche spindlige Fasern in allen Augenmuskeln neben echten Muskelspindeln gefunden, besonders zahlreich immer im M. retractor bulbi.

Resumierend können wir also sagen, dass bis jetzt das Vorkommen von Muskelspindeln in den Augenmuskeln keineswegs einwandsfrei erwiesen ist.

Der erste, der die Zahl der Muskelspindeln in einem Muskel zu bestimmen versucht hat, war Kühne. In seiner ersten diesbezüglichen Arbeit, die sich auf die Muskeln der weissen Maus und Ratte bezieht, äussert er sich über diesen Punkt folgender-

massen: „Nach einer ungefähren Schätzung findet sich unter hundert gewöhnlichen Muskelfasern etwa eine Muskelspindel. Bei manchen Mäusen ist ihre Zahl vielleicht etwas grösser und immer schienen mir die Muskeln der Bauchdecken und des Thorax etwas reicher daran zu sein als die der Extremitäten". Aus den späteren Untersuchungen anderer Autoren sei in dieser Hinsicht folgendes referiert: Kölliker (4b) hat 15 Spindeln in jedem Bauch des M. omohyoideus eines vierjährigen Kindes gefunden. Felix (28) zählte 69 Muskelspindeln im M. biceps des menschlichen Embryos. Von ihm und von anderer Seite ist konstatiert worden, dass die Spindeln beim 1—9 Monate alten menschlichen Embryo am zahlreichsten sind und von da bis zur Pubertät allmählich an Zahl abnehmen.

Eisenlohr (11), Fränkel, Roth und Pilliet (33) wollen beobachtet haben, dass die Zahl der Muskelspindeln zunimmt, wenn die ganze Masse des Muskels durch Abmagerung abnimmt. Diese und ergänzende eigene Beobachtungen beweisen nach Felix die Richtigkeit der Köllikerschen Theorie, dass die Muskelspindeln Organe des Muskelwachstums sind. In striktem Gegensatz dazu stehen die Beobachtungen von Christomanos und Strössner (37), welche Zahl und Zusammensetzung der Muskelspindeln in jeder Altersperiode konstant fanden. Sie verwerfen deshalb die Köllikersche Auffassung und stimmen Kerschner zu, der im Jahre 1888 zuerst die Muskelspindeln als besondere Organe des Muskelsinnes bezeichnet hat.

Morpurgo (51) zählt im M. sartorius der Ratte jederseits 8 Spindeln. Cipollone (54) fand 19 Spindeln im M. pterygoideus ext. und 40 im M. masseter des Kaninchens. Huber (52) gibt die Zahl der Spindeln in den Mm. intercostales der 6 ersten Intercostalräume der Katze auf 60—100 an, im 11. Intercostalraum zählte er 28, im 12. 18 Spindeln. Sherrington (42) sah zahlreiche Spindeln unter der Aponeurose des M. vastus int. des Menschen. Ebenfalls zahlreich beschreibt sie Onanoff (36) in den Muskeln der Hand und im M. quadriceps femoris. Ähnlich äussert sich auch Fränkel über die Muskeln des Daumenballens. Eichhorst (23) fand zahlreiche Spindeln (umschnürte Muskelbündel, wie er sie nannte) im M. extensor digitorum communis. Forster (41) beschreibt sie in den Mm. omohyoideus, genioglossus, deltoides, cucullaris, sternocleidomastoideus, pectoralis und in den

Daumenballenmuskeln des Menschen und findet ein konstantes Verhältnis zwischen der Zahl der Spindeln in den einzelnen Muskeln und der Zahl der in die Muskeln eintretenden Nervenbündel. Regaud äussert sich in seiner zusammenfassenden Besprechung diesbezüglich folgendermassen: „d'une manière générale, les fuseaux sont plus nombreux dans les muscles des membres que dans ceux du tronc, du cou et de la tête. Ces règles générales souffrent de nombreuses exceptions.“ Er steht also damit in direktem Widerspruch zu den Angaben von Kühne und wir können zusammenfassend bemerken, dass sich aus den vorhandenen Angaben keine irgendwie konstanten Verhältnisse über Zahl und Vorkommen ableiten lassen.

Etwas positiveres lässt sich über die Topographie der Muskelspindeln aussagen. In dieser Beziehung berichten fast alle Autoren übereinstimmend (Cattaneo [22], Kölliker, Pilliet, Forster etc.), dass die Spindeln immer in der Nähe des Sehnenansatzes liegen. Nach Forster sollen konstant 4 verschiedene Lagerungen der Spindeln vorkommen: 1. Die Spindel liegt in unmittelbarer Nähe der Sehne, aber noch mit beiden Enden im Muskel. 2. Das distale Ende der Spindel liegt innerhalb der Sehne, das proximale im Perimysium int. oder ext. des Muskels. 3. Die grössere Hälfte der Spindel liegt in der Sehne und schliesslich 4. die ganze Spindel liegt in der Sehne, jedoch mit dem proximalen Ende immer an der Muskelsehnengrenze.

Nach Forster und Sherrington finden sich auch Spindeln weiter vom Sehnenansatz entfernt, sie verlaufen aber dann nicht mehr parallel, sondern schräg zu den Muskelfasern.

Wenn wir nun zu den gröberen Bauverhältnissen der Muskelspindeln übergehen, so können die Spindeln entweder eine oder mehrere Erweiterungen besitzen. So beobachtete Forster neben einbauchigen auch zweibauchige Spindeln. Nach Kölliker ist die Mehrzahl der Spindeln beim Menschen mehrbauchig. Christomanos und Strössner, Sherrington, Batten (46) sahen in der grossen Mehrzahl zweibauchige Spindeln, viel seltener drei- oder vierbauchige. Nicht selten finden sich Doppelspindeln, d. h. die Spindel wird durch ein lang verlaufendes Septum in zwei geteilt (Baum [55]). Nach Christomanos und Strössner ist dieses Verhalten charak-

teristisch für jugendliche Individuen. Demgegenüber fand Forster auch Doppelspindeln bei einem 54jährigen Individuum.

Was die Grössenverhältnisse der Muskelspindeln betrifft, so findet sich auch hierin wenig Übereinstimmung in den Angaben. Der Längsdurchmesser schwankt nach Kölliker beim 4jährigen Kinde von 6,5—7,4 mm, nach Christomanos und Strössner beim Menschen zwischen 0,8 und 13 mm; Forster maß beim Menschen eine Spindel von 10,36 mm Länge. Nach ihm ist die Spindellänge direkt proportional der Muskellänge, so enthält z. B. der M. omohyoideus längere Spindeln als die Mm. genioglossus und hyoglossus. Nach Sherrington schwankt die Zahl der Spindeln bei Affe und Katze zwischen 0,75 und 4 mm, nach Batten beim Hunde zwischen 3 und 4 mm, für den Menschen gibt er 11,7 mm an. Baum fand beim erwachsenen Menschen Spindeln von 2—10 mm Länge.

Die Angaben über die grösste Dicke der Spindeln schwanken zwischen 0,04 und 2,0 mm, so beim Menschen Christomanos und Strössner 0,046—0,26, Batten 0,16, Forster 0,1—0,15, Baum 0,08—0,25—0,4, für Katze und Affe Sherrington 0,08—0,2, Forster maß beim Menschen eine einzelne auffallend kurze Spindel von sogar 2 mm Dicke.

Zum feineren Bau der Muskelspindeln übergehend, sei zunächst bemerkt, dass Kühne ursprünglich als Muskelspindel die Anschwellung einzelner Muskelfasern bezeichnete, an denen breite Nervenfasern endigten und bei denen die kontraktile Substanz zum Teil durch grosse klare, bläschenförmige Kerne verdrängt war. Später identifizierte er dann seine Muskelspindeln mit den Muskelknospen Köllikers, d. h. bündelförmig vereinigten, durch eine bindegewebige Scheide gegen ihre Umgebung abgegrenzten Muskelfasern.

Jede Muskelspindel besteht, ganz allgemein gesprochen: 1. aus der Scheide und 2. aus dem Inhalt (Muskelfasern, Nervenfasern, Gefässe, Bindegewebsgerüst und Endolymphe).

1. Scheide. Sie besteht nach den übereinstimmenden Angaben aller Autoren (Kühne, Kerschner, Forster, Pick etc.) aus einer oder mehreren, bis zu 10 bindegewebigen Lamellen, die sich konzentrisch umeinander legen und spindelige Kerne besitzen, die quer zur Spindelachse gestellt sind. Innen wird diese bindegewebige Scheide ausgekleidet von platten, endothel-

artig angeordneten Zellen. An den Spindelpolen geht die Scheide unmerklich in das Bindegewebe des Perimysium internum über. Pilliet, ebenso wie Christomanos und Strössner lassen die Scheide aus zwei verschiedenen Zonen zusammengesetzt sein. Die äussere besteht aus ungeordnetem Bindegewebe, das kontinuierlich in das Perimysium, resp. Peritenonium internum übergeht, in der inneren Zone vereinigen sich dagegen die Bindegewebsfasern zu konzentrischen Lamellen. Sie vergleichen so die Spindelscheide mit der bindegewebigen Kapsel der Vater-Pacinischen Körperchen und kommen durch diesen Vergleich zu entsprechenden Schlüssen über die physiologische Bedeutung der Muskelspindeln.

Ähnliche Angaben findet man auch schon bei älteren Autoren, z. B. bei Ranvier (1878) und Kerschner (1888). Der letztere betrachtet die Spindelscheide als die direkte Fortsetzung der Scheide der stärkeren zutretenden Nervenstämmchen. Nach Forsters Untersuchungen ist die Scheide an den Spindelenden am dünnsten, verdickt sich nach der Mitte zu allmählich, um in der Mitte selbst an Dicke wieder etwas abzunehmen. An der dicksten Stelle ist sie fünf- bis sechsmal dicker, als an der dünnsten.

2. Inhalt. Den wesentlichsten Teil des Spindelinhaltes bilden die Muskelfasern. Sie verlaufen in der Spindelachse und sind an den Enden von der Scheide sehr eng umhüllt, während die letztere im Spindelbauch unter Umständen recht weit von ihnen abstehen kann. Die Zahl der in einer Spindel sich findenden Muskelfasern ist einmal individuellen Schwankungen unterworfen, dann aber schwankt auch die Zahl der Muskelfasern in den verschiedenen Längen der Spindel, so dass an den Spindelenden ihre Zahl geringer ist als im Spindelbauch. Diese Schwankungen erklären sich nach Kölliker aus Teilungen der Muskelfasern. Kühne berichtet darüber folgendes: „Wo die Muskelfasern noch nicht völlig trennbar nebeneinander verliefen, waren sie durch eine seichte Furche der Länge nach hier und da eingebogen und der Boden dieser Vertiefung zeigte sich ausgelegt mit Kernen von der eigentümlichen Form, wie man sie an den Muskelkernen nach der Einwirkung verdünnter Säuren auftreten sieht.“ Kerschner, der sich gerade mit dieser Frage sehr eingehend beschäftigt hat, leugnet das Vorkommen sich

teilender Muskelfasern innerhalb der Spindel, ebenso wie auch Golgi (16) und Cattaneo (22). Dagegen wurden Kühnes Beobachtungen bestätigt von Forster, Batten (1897 und 1898), Ruffini (1896 und 1898) und Huber und de Witt (1898). Nach Forster ist die Zahl der Muskelfasern im Spindelbauch zwei- bis viermal grösser als an den Enden der Spindel. Diese Zu- resp. Abnahme der Zahl erklärt er durch Teilung resp. Wiedervereinigung der Fasern.

Eine wichtige Eigentümlichkeit der Spindelmuskelfasern ist ihr exquisit geringer Dickendurchmesser, wie das zuerst von Kühne betont worden ist. Nach Forster finden sich in den Spindeln neben exquisit dünnen auch dickere Muskelfasern. Auch Sherrington findet sie sehr dünn, betont jedoch, dass das nur innerhalb der Spindel der Fall ist, ausserhalb derselben sind sie vom gewöhnlichen Umfang und von anderen Muskelfasern schwer unterscheidbar.

Auf ein sehr merkwürdiges und charakteristisches Verhalten der Spindelmuskelfasern, das zuerst von Kühne beobachtet worden ist, soll an dieser Stelle etwas näher eingegangen werden. Kühnes Beobachtung lautet: „Ich sah nämlich mehrere Muskelfasern (beim Psoas und Gastrocnemius grosser, weisser Ratten) an der Stelle, wo ein einfacher oder gablig geteilter Nerv mit zwei Ästen in die kernhaltige Masse des Nervenendes überging, in toto spindelförmig aufgetrieben durch eine bedeutende Zahl von grossen, kugligen, hellen und ganz durchsichtigen Blasen. Der Nerv endete hier nicht mit einem ausgesprochenen Hügel, sondern setzte sich unmittelbar an das aufgetriebene Sarcolemma an. Zwischen den kugligen Blasen befand sich eine geringe Menge fein granulierter Masse und nahe an den doppelt konturierten Nervenenden eine grosse Anzahl von darin eingebetteten trüben, teils spindelförmigen kernartigen Körpern, die den quergestreiften Muskelinhalt aus allen Teilen der grossen spindelförmigen Anschwellung verdrängen und die Querstreifung beginnt erst an den beiden Ausläufern der Spindel allmählich mit kleineren und unterbrochenen Scheiben der Sarcous Elements.

Aber auch hier zeigten sich noch die kugligen Körper, welche den Hauptinhalt der Spindel bilden, indessen spärlicher und mit einem trüben granulierten Inhalte gefüllt. Solche Körper setzen sich noch eine Strecke weit genau in der Achse der Muskel-

faser in immer grösser werdenden Abständen fort, während in den letzteren zugleich deutlich eine Fortsetzung der fein granulierten Masse sichtbar war. In etwas weiterer Entfernung von dem Nervenende und der spindelförmigen Anschwellung der Muskelfaser war aber auch hiervon nichts mehr zu sehen, der kontraktile Inhalt verhielt sich dort wie in jeder anderen Faser. Überall, wo die Muskelfasern das geschilderte Bild in der Gegend des Nerveneintritts zeigten, handelt es sich um ein Eindringen von ungewöhnlich dicken Nervenfasern, von Fasern, welche viermal so breit erschienen als die übrigen Nerven, die in der gewöhnlichen Weise, mit ganz ähnlichen kernhaltigen Hügeln endeten, wie es beim Meerschweinchen beschrieben wurde." Diese Endigung hält Kühne als charakteristisch für das noch nicht vollendete Wachstum der Muskelfaser, da diese Endigung nur an den schmäleren Fasern vorkommt, die sich gleichzeitig durch eine sehr breite Querstreifung auszeichnen. An zwei Muskelfasern aus dem Gastrocnemius einer ausgewachsenen Ratte sah Kühne eine vollständige Verdrängung der kontraktilen Substanz. Des weiteren sagt Kühne: „Diese bläschenartigen Kerne sind so durchsichtig, dass man überall wo sie sich decken, die Konturen der darunter liegenden hindurch schimmern sieht. Sie enthalten ein vielleicht immer vorkommendes Kernkörperchen, und sind wahre Bläschen, denn sie besitzen immer sehr deutliche doppelte Konturen, aus denen wir auf die Anwesenheit einer häutigen Umhüllung schliessen können."

Die wirkliche Bedeutung dieses eigenartigen Verhaltens hat dann später Kerschner klargelegt und ihm haben sich auch andere Autoren wie Ruffini (39), Sherrington, Dogiel u. a. angeschlossen. Wir werden später darüber berichten.

Zu den Weissmannschen Muskelfaserbündeln treten manchmal schräg von aussen her Muskelfasern, nach Forster in der Zahl von vier bis sechs heran, durchbohren die Spindelscheide und umgeben sich innerhalb derselben entweder einzeln oder zu Gruppen zusammengeschlossen mit besonderen Scheiden.

Was die Lage der Kerne in den Spindelmuskelfasern anlangt, so wird sie von Kerschner immer als eine zentrale bezeichnet, nach Christomanos und Strössner, von Franqué (31) und anderen liegen sie dagegen peripher, wie in den gewöhnlichen Muskelfasern. Eine Mittelstellung nimmt Forster ein, der sie

bald zentral, bald peripher findet. Meine Erfahrungen bestätigen im allgemeinen Kerschners Befunde, wobei zu bemerken wäre, dass Schrägschnitte hier sehr leicht zu Täuschungen führen können.

Über die feinste Struktur der Spindelmuskelfasern, also über Bau der kontraktilen Substanz, über Verteilung der interstitiellen Körner und die Anordnung des Sarcoplasmas habe ich in der Literatur Angaben nicht finden können.

Die Zahl der in die Spindel eintretenden Muskelfasern ist von den einzelnen Beobachtern ausserordentlich verschieden angegeben und sie scheint sehr grossen, auch individuellen Schwankungen unterworfen zu sein. Sie variiert bei den verschiedenen Tieren (Maus, Igel, Katze, Affe etc. und Menschen) und in den verschiedenen Höhen der Spindel von 2 bis 30. Letztere extreme Zahl fand Sherrington bei der Katze in einer aus der Verschmelzung zweier anderer hervorgegangenen Spindel.

Die durchschnittliche Dicke der Spindelmuskelfasern beträgt nach Forsters Messung 5—10 μ an den Spindelenden, im Spindelbauch nehmen sie an Dicke etwas zu. Köllikers Maße sind: beim zweimonatlichen menschlichen Embryo 2,2—4,5 μ : 12—19 μ. Beim Erwachsenen sollen sie fünfmal dicker sein, als beim Neugeborenen. Ähnlich sind die Resultate von Felix. Nach den vergleichenden Untersuchungen von Christomanos und Strössner am Fötus, Neugeborenen und Erwachsenen ergeben sich folgende Zahlen: beim 24 cm langen menschlichen Fötus beträgt die Dicke der gewöhnlichen Muskelfasern 6,75 μ, der Spindelmuskelfasern 9 μ, beim reifen Neugeborenen gewöhnliche Muskelfasern 12,25 μ, Spindelmuskelfasern ebenfalls 9 μ, beim neunjährigen Kinde stellen sich beide Zahlen auf 13—18 μ und 12,37 μ, beim Erwachsenen 31,5 μ und 13,5 μ. Wenn auch diesen absoluten Maßen, da sie fast ausschliesslich am fixierten und eingebetteten Objekt genommen sind, wenig Gewicht beizumessen ist, so ist es doch wohl erlaubt, aus ihnen den Schluss zu ziehen, dass die Spindelmuskelfasern im allgemeinen dünner sind, als die gewöhnlichen Muskelfasern und dass sie gleich von Anfang an den letzteren um ein beträchtliches, vielleicht ein Drittel, an Dicke nachstehen.

Schliesslich wenden wir uns zu dem wichtigsten Gegenstand in der Organisation der Muskelspindeln, ihrer Nervenversorgung. Die diesbezüglichen Untersuchungen haben unzweideutig ergeben,

dass die Innervation eine doppelte ist: die Spindeln werden sowohl von sensiblen, als auch von motorischen Nervenfasern versorgt. Kühne hat zuerst die sensible Innervation der Spindeln gesehen und beschrieben, sie aber in ihrer Bedeutung nicht erkannt, sondern sie in Verbindung gebracht mit Entwicklungsvorgängen. Ihre wahre Natur wurde erst nachgewiesen von Kerschner. Die exquisit starken Nervenfasern (ihre Dicke beträgt nach Kölliker 7—19 μ) durchbohren entweder einzeln oder in Bündeln die Spindelscheide, und zwar entweder an den Polen oder in der Mitte. Sie durchsetzen dabei in schrägem Verlauf die Scheidenblätter und gelangen so in die Spindelhöhle und zu den Muskelfasern. Nach Christomanos und Strössner treten die Nervenfasern immer nur am Spindelbauch ein, nicht an den Polen. Für mein Objekt sind diese letzteren Angaben sicherlich unzutreffend. Das Schicksal der Nervenfasern innerhalb der Scheide ist von Ruffini bei der Katze eingehend untersucht worden und gestaltet sich folgendermassen: Die Faser verliert zunächst ihre Markscheide, verbreitert sich dabei, nimmt eine bandförmige Gestalt an und tritt nun, und zwar immer in der Höhe des Spindelbauches, an eine Muskelfaser heran. Sie umzieht die Faser in zahlreichen Spiraltouren, die anfangs enger, allmählich lockerer gewickelt sind, spaltet sich dann meist gabelförmig und endigt mit kleinen knotigen Anschwellungen. Nicht selten spaltet sich auch die Nervenfaser schon viel früher und entwickelt zwei nach verschiedenen Richtungen laufende Spiralen.

Ein anderer Modus der Nervenendigung gestaltet sich so, dass die Nervenfaser anstatt Spiraltouren zu bilden, in geradem Verlauf der Muskelfaser anliegt und nun von Stelle zu Stelle Seitenzweige abgibt, welche die Muskelfaser ringförmig umgreifen. Beide Endigungsformen können auch an einer und derselben Muskelfaser sich finden. Das sind dann die Terminaisons anulospirales von Ruffini.

Ausserdem unterscheidet er noch zwei andere Typen: Terminaisons en forme de fleurs und Terminaisons en plaques. Bei den ersteren handelt es sich um dünne Fasern, die getrennt von den breiten, für sich die Spindelscheide durchsetzen. Nachdem sie die Markscheide verloren und die Muskelfaser erreicht haben, lösen sie sich in eine grössere Anzahl baumförmig verzweigter Fädchen auf. Entweder flankieren zwei Terminaisons en

forme de fleurs eine Terminaison anulospirale oder sie liegen beide an einem Ende der letzteren oder es findet sich drittens nur eine Terminaison en forme de fleurs an dem einen Ende einer Terminaison anulospirale. Die Terminaisons en plaques sollen nur Teile der Terminaisons anulospirales sein und Ruffini betrachtet sie ebenso wie Crevatin als sensible Endorgane, da sie von den gewöhnlichen Endplatten in ihrem Bau abweichen.

Nach Kerschner stellen die meisten der ringförmigen Endigungen Ruffinis Seitenansichten flacher Spiralwindungen der Faser dar. Nach ihm soll bei Mensch, Kaninchen und Ratte häufig durch Verdickungen der Faser die spiralige Anordnung verwischt werden. Von den Spiralwindungen können Sprossen ausgehen, welche auf benachbarte Muskelfasern übergreifen. Diese Beobachtungen Kerschners wurden später von Dogiel bestätigt, der ausserdem noch hinzufügt, dass die Endapparate benachbarter Muskelfasern durch quere Anastomosen verbunden sein können.

Nach der Besprechung dieser interessanten Endigungsformen erhebt sich natürlicherweise die Frage, ob neben diesen sensiblen Endapparaten den Spindelmuskelfasern auch typische motorische Endplatten zukommen. Von Kerschner ist seinerzeit diese Frage in bejahendem Sinne beantwortet worden. Er äussert sich diesbezüglich folgendermassen: „Der motorische Nervenfaden (oder mehrere solche), welcher gesondert oder mit den sensiblen Nervenfasern eintritt, läuft eine Strecke weit der Muskelfaser parallel und endet in ziemlicher Entfernung vom sensiblen Endapparate mit kleinen, motorischen Endgeweihen". Die Beobachtung Kerschners wurde bestätigt von Cipollone (54) und Perroncito (59) bei den Reptilien; sie fanden, dass sich hier eine motorische Nervenfaser in zwei Ästchen teilt, von denen das eine mit einer Endplatte an einer gewöhnlichen Muskelfaser endet, während das andere sich in Endplatten an den Spindelmuskelfasern auflöst. Zu den gleichen Resultaten sind Weiss und Dutil (45), de Witt und Dogiel, letzterer mittelst der Methylenblaumethode, gekommen.

Dahingegen stellt Sherrington das Vorkommen von motorischen Endapparaten an den Spindelmuskelfasern in Abrede. Er stützt sich dabei auf Durchschneidungsversuche. Wurden nämlich die vorderen Wurzeln der Rückenmarksnerven durch-

schnitten, so erhielt er keine Degeneration an den Spindelmuskelfasern, dagegen war die Degeneration eine vollständige, wenn auch die zugehörigen Spinalganglien zerstört worden waren. Cipollone hat demgegenüber nachgewiesen, dass diese negativen Befunde Sherringtons darauf zurückzuführen sind, dass er zu lange Zeit (3—8 Wochen) zwischen Operation und Untersuchung verstreichen liess. Untersucht man dagegen 5—10 Tage post operat., so findet man auch nach alleiniger Durchschneidung der vorderen Wurzeln Degenerationserscheinungen in den Nervenfasern der Muskelspindeln.

Ein anderes sehr interessantes Experiment hat dann Sherrington noch ausgeführt. Er durchschnitt bei Katzen den N. ischiadicus. Während dann sämtliche Nervenfasern sich als degeneriert erwiesen, zeigten die Muskelfasern der Spindeln keine Veränderungen. Aus diesem Befunde zieht der Autor den Schluss, dass die Muskelfasern der Spindeln in keiner trophischen Abhängigkeit vom Nervensystem stehen. Zu denselben Resultaten kam Batten bei der Katze und Horsley (48) bei demselben Tiere und dem Hunde.

Diese eigenartigen Befunde werden des ferneren noch gestützt durch die Ergebnisse pathologisch-anatomischer Forschung. Es hat sich nämlich gezeigt, dass bei allen jenen Erkrankungen, welche eine Atrophie der Muskulatur herbeiführen, die Spindelmuskelfasern einzig und allein intakt bleiben. Derartige Beobachtungen liegen vor von Pilliet und Onanoff bei amyotrophischer Lateralsclerose, von Blocq und Marinesco (32) bei Syringomyelie, von Batten bei spinaler Kinderlähmung, progressiver Muskelatrophie und peripherer Neuritis, von Laslett und Warrington (53) bei Bleilähmung und peripherer Neuritis, von Batten, Spiller (49) und Pick bei Dystrophia musculorum. Forster verzeichnet drei pathologische Fälle (Myelitis transversa, progressive Muskelatrophie und Bulbärparalyse), bei denen die Skelettmuskelfasern schwere Veränderungen zeigten, während die Spindelfasern in jeder Beziehung sich als normal erwiesen.

Hier seien noch erwähnt die Angaben von Cattaneo und Weiss und Dutil, nach denen die Muskelspindeln in Verbindung stehen mit den Golgischen Sehnenkörperchen, und zwar so, dass Nervenfasern, welche die ersteren passiert haben, in den letzteren endigen.

Von dem übrigen Inhalt der Muskelspindeln liegen nur wenig Angaben vor. Forster und einige andere Autoren führen an, dass die einzelnen Fasern des Weissmannschen Bündels durch feine Bindegewebszüge zusammen gehalten werden, welche sich an der Oberfläche zu einer Art Kapsel vereinigen. Auch diese innere Kapsel soll wieder mit Endothelzellen ausgekleidet sein.

Was die Blutversorgung der Muskelspindel anlangt, so ist auch über sie wenig bekannt. Nach den Beobachtungen von Roth, Cattaneo, Baum (56) und Sherrington sollen sie ihre Gefässe von den in der Nachbarschaft verlaufenden Arterien beziehen. Die von letzteren abzweigenden Ästchen durchbohren die Spindelscheide, treten, indem sie sich in Kapillaren auflösen, an die Muskelfasern und bilden ein die Muskelfasern umspinnendes weitmaschiges Netz.

Ausserdem wird nun der noch übrig bleibende Teil des Spindelinnern erfüllt von einer klaren Flüssigkeit von unbekannter Zusammensetzung.

Nach diesem kurzen Überblick der bis heute über den Bau der Muskelspindeln existierenden Anschauungen sei es mir nun gestattet, auf meine eigenen Befunde überzugehen.

Eigene Befunde.

Material und Untersuchungstechnik.

Wie wir früher gesehen haben, liegen über das Vorkommen der Muskelspindeln in den Augenmuskeln des Menschen und der Tiere nur sehr spärliche, zum grössten Teile negative Befunde vor.

Herr Professor R. Krause hatte nun bei seinen Untersuchungen über den Bau der Muskulatur beobachtet, dass die Muskelspindeln einen konstanten Bestandteil der Augenmuskeln des Schafes bilden und er veranlasste mich, diesen Befund des näheren zu verfolgen. Geleitet wurde er dabei von der Erwägung, dass diese kleinen, platten, im ganzen leicht durchsichtig zu machenden Muskeln für das Studium der Topographie, des Baues und der Innervation der Spindeln ein vorzügliches Material abgeben müssten. Es sei mir gestattet, ihm für die Überlassung dieses Themas sowie für freundlichen Rat und Unterstützung auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Als Hauptuntersuchungsobjekt dienten mir die Augenmuskeln des Schafes, ausserdem wurden noch mit positivem Erfolge unter-

sucht Reh, Hirsch, Ziege, Rind und Wildschwein, mit negativem Pferd, Hausschwein, Hund, Katze, Fuchs, Kaninchen, Hase und Ratte.

Wenn ich mich nun zu der von mir geübten Untersuchungstechnik wende, so sei vorausgeschickt, dass ich mich in dieser Beziehung möglichster Vielseitigkeit befleissigt und neben konserviertem Material vor allem frisches untersucht habe und dass neben der Einbettungstechnik in ausgedehnter Weise auch die Gefriertechnik und die Macerationsmethoden zur Verwendung kamen.

Das von mir benutzte Material war meist vollkommen lebensfrisch. Bei grösseren Schlachttieren liess es sich dagegen nicht vermeiden, dass zwischen Tod des Tieres und Untersuchung resp. Konservierung ein Zeitraum von 1—3 Stunden verstrich. In einzelnen Fällen wurde absichtlich erst 24 Stunden nach dem Tode des Tieres untersucht, also nach Eintritt der Todenstarre und Aufhören der Kontraktilität der Muskelfasern.

Zur Untersuchung der Muskelstruktur wurden die lebendfrischen Augenmuskeln auf einem Kohlensäuregefriermikrotom (mit festem Kohlensäureblock nach R. Krause) in Serienquerschnitte verschiedener Dicke zerlegt und die letzteren mit Hämalaun gefärbt. Und zwar wurden die Schnitte entweder nur so lange gefärbt, bis das Optimum der Färbung eintrat und dann nach flüchtigem Abspülen in destilliertem Wasser in Lävulosesirup montiert oder aber sie wurden maximal überfärbt, dann mit Salzsäurealkohol differenziert, in Leitungswasser wieder gebläut und entweder in Lävulose oder nach Entwässerung und Aufhellung in Balsam montiert.

Diese Methode der Färbung des unfixierten Gefrierschnittes in Hämalaun gibt weitaus die schönste und schärfste Färbung des Sarcoplasmas und der interstitiellen Substanz. Ganz ungefärbt dagegen bleibt die kontraktile Substanz. Die Methode liefert gleichzeitig eine vorzügliche Kernfärbung und ermöglicht nach Belieben entweder eine Darstellung der Markscheide oder des Achsenzylinders. Ein fernerer nicht zu unterschätzender Vorzug ist, dass das Bindegewebe fast ungefärbt bleibt.

Leider ist die Methode an lebendfrischem Material nur für Querschnitte zu verwenden, da an Längsschnitten die Muskelfasern sich nach dem Auftauen stark kontrahieren und zur Untersuchung absolut untauglich werden.

Von anderen Farbstoffen lieferte mir dann zur Färbung der Gefrierschnitte noch das Kresylechtviolett vorzügliche Resultate. Es kam in stark verdünnter wässeriger Lösung zur Verwendung und ergibt eine sehr stark metachromatische Färbung. Auch die bekannte Heidenhain-Biondische Dreifachfärbung hat sich für den gleichen Zweck als vorzüglich brauchbar erwiesen.

Zur Fixation der Muskeln resp. Muskelspindeln erwies sich ausschliesslich das Formalin in 10 %iger wässeriger Lösung brauchbar, es liefert von allen daraufhin untersuchten Fixationsmitteln die weitaus besten Resultate. Nach der Fixation wurden die Muskeln entweder auf dem Gefriermikrotom geschnitten oder in bekannter Weise in Celloidin oder in Paraffin eingebettet.

Von Macerationsmethoden erhielt ich die besten Resultate mittels der von Sihler (43) modifizierten Negroschen Methode. Die Muskeln kamen für 24 Stunden in ein Gemisch von 1 Vol. Essigsäure, 1 Vol. Glyzerin und 6 Vol. 1 %iger wässeriger Chloralhydratlösung, dann für Wochen bis Monate in ein Gemisch von 1 Vol. alten Ehrlichschen Hämatoxylins, 1 Vol. Glyzerin und 6 Vol. 1 %iger wässeriger Chloralhydratlösung. Die Muskeln lassen sich nach dieser Zeit sehr leicht zerzupfen, sie zeigen gute Färbung der anisotropen Substanz, der Kerne und teilweise auch der Achsenzylinder. Die Präparate wurden in Glyzerin montiert.

Einen breiten Raum in meinen Arbeiten beanspruchte naturgemäss die Untersuchung der Innervation der Muskelspindeln. Ich habe mich für diesen Zweck im wesentlichsten zweier verschiedener Methoden bedient; der vitalen Methylenblaufärbung und der Neurofibrillenmethoden von Ramon y Cajal und Bielschowsky, wobei ich gleich im voraus bemerken will, dass sich die erstere den beiden letzteren, für meine Zwecke wenigstens, weitaus überlegen zeigte.

Die vitale Methylenblaufärbung wurde von mir in folgender Weise ausgeführt. An dem lebendfrischen Kopfe wurde jederseits die A. carotis interna aufgesucht, eine Glaskanüle eingebunden und mittels eines durch einen Schlauch verbundenen Trichters körperwarme 0,8 %ige Kochsalzlösung oder Ringersche Flüssigkeit injiziert und zwar in grösserer Menge und so lange, bis die Flüssigkeit aus den Venen völlig klar ablief. Dann wurde die Spülflüssigkeit ersetzt durch eine körperwarme Methylenblaulösung. Der von mir verwendete Farbstoff war das Methylenblau

chem. rein cryst. der Höchster Farbwerke. Es wurde zu 1 % in destilliertem Wasser gelöst. Für den Kopf eines Schafes benutzte ich 800—1000 ccm, die innerhalb ca. 20 Minuten injiziert wurden. Sobald der Farbstoff durch die grösseren Venen austrat, wurden dieselben durch Klemmpinzetten verschlossen. Nach Schluss der Injektion blieb der Kopf 20 Minuten liegen, dann wurde zunächst die Schädelhöhle geöffnet, das Gehirn exenteriert und das Orbitaldach entfernt. Die einzelnen Muskeln wurden dann unter mässiger Ausspannung mittels Igelstacheln auf Wachsplatten aufgesteckt, unter jedem ein passendes Fenster ausgeschnitten und dann in einer feuchten Kammer der Luft exponiert. Die maximale Nervenfärbung tritt nach sehr verschieden langer Zeit ein, 1/4—2 Stunden. Zur Fixation wurde 10 %ige wässerige Lösung von Ammoniummolybdat benutzt, die auf wenige Grade über Null abgekühlt war. Dauer der Fixation 24 Stunden. Mehrstündiges Auswaschen in fliessendem Wasser. Rasche Entwässerung in abgekühltem Alkohol, Aufhellung in Xylol und Einschluss in Kanadabalsam.

Diese Methode ergibt glänzende Resultate. Die Nervenfasern werden in ihrer ganzen Ausdehnung tiefblau gefärbt und lassen sich in den sich stark aufhellenden Muskeln bis zu ihrer Endigung auf das eingehendste verfolgen. Ausserdem aber werden auch die Muskelkerne und die Muskelstruktur durch das Methylenblau auf das eleganteste zur Darstellung gebracht.

Viel weniger zufriedenstellende Resultate haben mir die Neurofibrillenmethoden von Ramon y Cajal und Bielschowsky geliefert, weil bei denselben das Bindegewebe sehr stark mitgefärbt und dadurch die Verfolgung der Nervenfasern ausserordentlich erschwert wird. Totalpräparate des Muskels lassen sich mit ihnen überhaupt nicht herstellen. Man ist zur Anfertigung von Schnittpräparaten gezwungen, die aber immerhin ganz demonstrative Bilder ergeben. Für die Cajalsche Methode wurden die lebendfrischen Muskeln in der oben geschilderten Weise auf Wachsplatten aufgesteckt und in diesem Zustand in ammoniakalischem Alkohol fixiert (8 Tropfen Ammoniak vom spez. Gew. 0,91 auf 100 ccm 95 %igen Alkohols). Nach Verlauf von 24 Stunden wurden sie dann von den Wachsplatten entfernt, in destilliertem Wasser kurz ausgewaschen und für 6—8 Tage in 2 %ige Lösung von Argentum nitricum übertragen. Die

Reduktion erfolgte in 1%iger wässeriger Pyrogallollösung mit Zusatz von 5% Formalin. Entweder wurden die Objekte in Paraffin eingebettet oder auf dem Gefriermikrotom geschnitten.

Für die Bielschowskymethode wurden die wie oben präparierten Muskeln für beliebig lange Zeit in 10%iger wässeriger Formalinlösung fixiert, kurz in destilliertem Wasser gewaschen und für 6—8 Tage in 2%ige Lösung von Argentum nitricum verbracht. Nach kurzem Abspülen in destilliertem Wasser gelangten sie dann für 24 Stunden in die von Bielschowsky angegebene ammoniakalische Silberlösung. Die Reduktion erfolgte nach kurzem Abspülen in destilliertem Wasser in 20%igem Formalin. Auch hier wurden entweder Gefrier- oder Paraffinschnitte angefertigt.

Die Resultate sind nach beiden Methoden ungefähr die gleichen. Die Färbung der Achsenzylinder ist eine recht gute, doch wird, wie oben schon bemerkt, ihre Verfolgung durch das stark mitgefärbte Bindegewebe erheblich erschwert. Recht gut kommt, vor allem bei der Bielschowskymethode, die Muskelstruktur zur Darstellung.

Schliesslich wäre noch kurz einzugehen auf diejenigen Methoden, die zur Färbung des in Formalin fixierten und in Celloidin, Paraffin, oder in Celloidin-Paraffin eingebetteten Materials dienten. Von solchen wurden in den meisten Fällen Schnittserien hergestellt, um Lage und Ausdehnung der Spindeln genau feststellen zu können. Die Schnittserien wurden zunächst mit Hämalaun, Eisenhämatoxylin oder einem ähnlichen Farbstoff behandelt, um dann mit der van Giesonschen Pikrofuchsinlösung nachgefärbt zu werden. Oder es wurde mit Carmalaun, Paracarmin, oder einem ähnlichen Carmin zunächst gefärbt und dann mit dem Callejaschen Pikroindigocarmin nachgefärbt. Beide Methoden ergeben eine vorzügliche Differenzierung des Muskelquer- und Längsschnittes.

Zur Untersuchung auf elastische Fasern wurde sowohl die Weigertsche Elastinfärbung, als auch die Orceinfärbung herangezogen. Eine Kombination beider liefert jedoch die besten Resultate. Die Schnitte wurden zunächst nach van Gieson mit Pikrofuchsin behandelt, kurz mit Wasser und Alkohol ausgewaschen, für $^1/_2$ Stunde in die Weigertsche Resorcin-Fuchsinlösung übertragen, 24 Stunden mit Salzsäurealkohol behandelt,

mit 1 %iger, mit Salzsäure angesäuerter Orceinlösung nachgefärbt und darauf bis zu 15 Minuten in Salzsäurealkohol differenziert. Diese Kombination ermöglichte die Darstellung der feinsten elastischen Fäserchen, die bei alleiniger Verwendung einer der beiden Methoden nicht zum Vorschein kamen.

Untersuchungsresultate.

Bei der Besprechung meiner Resultate möchte ich in folgender Weise vorgehen. Im ersten Teil sollen die mehr makroskopischen und topographischen Verhältnisse besprochen werden, der zweite Teil soll von dem mikroskopischen Bau der Spindel handeln, im dritten Teil werde ich das Verhalten der Nerven zu den Spindeln besprechen und der vierte und letzte Teil endlich soll sich mit der Bedeutung der Muskelspindeln beschäftigen.

I. Gestalt, Grösse, Zahl und Topographie der Muskelspindeln.

Was die Form der Muskelspindeln anlangt, so kann man sie ganz allgemein in zwei Kategorien einteilen: einbauchige und mehrbauchige. Bei den ersteren liegt der Bauch in der Spindelmitte und nimmt nach den Enden zu allmählich an Umfang ab, um spitz auszulaufen. Unter den mehrbauchigen finden sich zwei-, drei-, vier- und fünfbauchige Spindeln. Die die einzelnen Bäuche trennenden Einziehungen sind ziemlich beträchtlich, so dass die ersteren gut voneinander abgesetzt erscheinen. Auch die mehrbauchigen Spindeln laufen an beiden Enden spitz aus.

Der Querschnitt ist immer mehr oder weniger kreisförmig, manchmal auch etwas oval.

Auch in bezug auf den Ein- resp. Austritt der Muskelfasern kann man zwei verschiedene Kategorien unterscheiden, bei der ersten treten die Muskelfasern nur an den Polen ein resp. aus. Bei der zweiten dagegen kommen dazu noch Fasern, die im Verlauf der Spindel ein- oder austreten. Dieses Verhalten findet sich sowohl bei ein- als auch bei mehrbauchigen Spindeln. Wir wollen die an den Polen eintretenden Fasern als Polfasern bezeichnen, die zwischen den Polen eintretenden als Zwischenpolfasern. Die letzteren treten niemals in der Mitte des Bauches ein, sondern immer zwischen Bauch und Pol resp. bei den mehr-

bauchigen zwischen Bauch und Einschnürung. Unsere Textfig. 1 gibt diese Verhältnisse in schematischer Darstellung wieder.

Ausser den bis jetzt beschriebenen einfachen Spindeln finden sich nun auch noch, allerdings relativ selten, Zwillings- und Drillingsspindeln, d. h. zusammengesetzte Spindeln, die augenscheinlich durch Verschmelzung zweier resp. dreier einfacher Spindeln entstanden sind. Hier haben wir eine Hauptspindel und eine oder zwei Nebenspindeln zu unterscheiden. Die letzteren treten an die erstere unter spitzem Winkel heran und vereinigen sich mit ihr unter Verschmelzung ihrer Scheiden.

Über die Grösse der Spindeln habe ich genaue Messungen an den verschiedenen Augenmuskeln angestellt. Ein diesbezüglicher Unterschied zwischen den einzelnen Muskeln liess sich nicht konstatieren, sondern es fanden sich in jedem Muskel neben

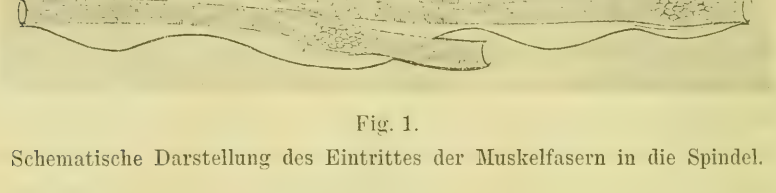


Fig. 1.

Schematische Darstellung des Eintrittes der Muskelfasern in die Spindel.

grossen Spindeln mittelgrosse und kleine. Die Länge der Spindeln ist ausserordentlich variabel. Als grössten Wert habe ich 12,4 mm gefunden, als kleinsten 0,05 mm, es schwankt also die Länge fast um das 300fache. Zwischen diesen beiden Extremen finden sich nun alle möglichen Übergänge.

Wenn ich meine Resultate mit den von anderen Autoren angestellten Messungen vergleiche, so komme ich zu dem Resultat, dass ein konstantes Verhältnis zwischen Muskellänge und Spindellänge nicht existiert. Dafür spricht ja auch schon die ausserordentlich grosse Variationsbreite der Spindellänge in ein und demselben Muskel. Ich kann also die Vermutung von Forster nicht bestätigen, der, wie vorher angegeben, die Spindellänge abhängig von der Muskellänge sein lässt. In bezug auf das Maximum der Spindellänge stimmen unsere Angaben ziemlich gut überein, er maß als solches 13,0, ich 12,4 mm. Dagegen

differieren wir über das Minimum der Spindellänge beträchtlich, er maß als solches 0,8 mm, ich 0,05 mm.

In viel geringerem Grade schwankt der Dickendurchmesser. Der dünnste Spindelbauch, der von mir gemessen wurde, betrug 0,042, der dickste 0,16 mm. Auch hier besteht kein konstantes Verhältnis zwischen Längen- und Dickendurchmesser. Kürzere Spindeln können dickere Bäuche haben, als längere Spindeln.

Von grossem Interesse sind die topographischen Verhältnisse der Augenmuskelspindeln, zu deren Schilderung ich mich nun wende. Während nach den einstimmigen Berichten aller Autoren die Muskelspindeln immer am zahlreichsten in der Nähe des Sehnenendes des Muskels sind, machen die Augenmuskeln von dieser Regel eine Ausnahme. Hier finden sich die meisten Spindeln

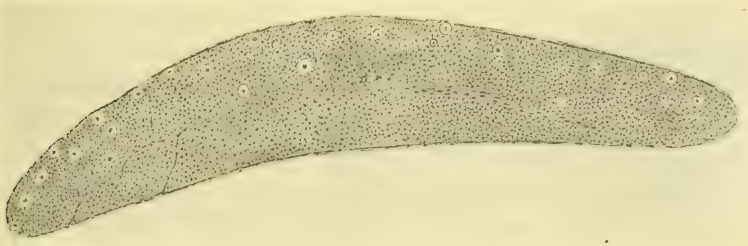


Fig. 2.
Lage der Spindeln im M. rectus lateralis. Vergr. ca. 10fach.

immer in der Mitte, nach dem Ansatz und dem Sehnenende zu nehmen sie allmählich an Zahl ab. In der Nähe der Sehne kommen so gut wie gar keine Spindeln mehr vor und zwischen den Sehnenfasern habe ich niemals Spindeln beobachtet. Nur bei Gregor (64) finde ich die Angabe, dass die Muskelspindeln bei menschlichen Embryonen sich am häufigsten im Muskelbauche finden. Diese Angabe bezieht sich auf die gewöhnlichen Skelettmuskeln.

Was die Anordnung der Muskelspindeln auf dem Muskelquerschnitt anlangt, so zeigen auch hierin die Augenmuskeln ganz abweichende Verhältnisse. Während bei allen anderen Muskeln, soweit über diesen Punkt überhaupt sichere Angaben vorliegen, die Spindeln regellos durch den Querschnitt zerstreut sind, nehmen sie bei den Augenmuskeln eine ganz typische Lage

ein. Die Augenmuskeln des Schafes zeigen in der Mitte ihres Verlaufes ungefähr eine Nierenform des Querschnittes. Eine Ausnahme macht nur der M. obliquus sup., dessen Querschnitt ungefähr kreisförmig ist. Die konkave Fläche sieht nach dem N. opticus, die konvexe nach der Orbitalwand. Die Muskelspindeln liegen nun sämtlich, oder doch in ihrer weitaus grössten Mehrzahl, auf einer Linie, welche dem konvexen Rand parallel und dicht benachbart verläuft (Textfig. 2). Nur sehr wenige Spindeln verirren sich bis in die Mitte des Querschnittes; in der Nähe des konkaven Randes finden sie sich aber niemals. Der Abstand von der Oberfläche ist meist nur minimal, ja es kommt sogar nicht selten vor, dass die Spindel dicht unter dem Perimysium liegt oder sogar in dieses selbst verlagert erscheint.

Das gilt für alle Augenmuskeln, mit alleiniger Ausnahme des M. obliquus sup. Bei ihm liegen die Spindeln kreisförmig angeordnet und zwar auch wiederum im wesentlichen an der Muskeloberfläche, während das Innere fast ganz frei von ihnen ist.

Die Spindeln liegen immer in der Richtung der Muskelfasern, niemals sah ich sie, wie das von anderer Seite beschrieben worden ist, im Winkel zu den Muskelfasern verlaufen.

Was die Zahl der Spindeln in den einzelnen Muskeln anlangt, so wäre noch einmal zu betonen, dass dieselbe in den einzelnen Abschnitten eines jeden Muskels starken Schwankungen unterworfen ist. Die meisten Spindeln finden sich stets in der Mitte des Muskelbauches und ihre Zahl nimmt von hier aus nach Ursprung und Ansatz kontinuierlich ab, so zwar, dass die beiden letzteren selbst überhaupt keine Spindeln mehr enthalten. Es zeigte sich dagegen eine bemerkenswerte Konstanz in der Zahl der Spindeln in demselben Muskel verschiedener Individuen, wenn ich auch in dieser Beziehung meine Zählungen nicht als absolut exakt hinstellen möchte.

In einigen Fällen jedoch habe ich die Zahl der Spindeln in ganz einwandfreier Weise folgendermassen ermittelt: Es wurde nach Entfernung des Gehirns das Orbitaldach beiderseits weggemeisselt und nun der übrig bleibende Teil des Kopfes in 10%igem Formalin fixiert. Nach einigen Tagen wurde der ganze Orbitalinhalt in schonender Weise herausgenommen, in der Alkoholreihe entwässert, in Celloidin eingebettet und in eine lückenlose Serie von 50 μ-Schnitten zerlegt. Jeder Schnitt wurde

mit dem Projektionsapparat gezeichnet; so konnte ich durch Vergleich dieser Reihe von Zeichnungen Zahl und Grösse der Spindeln in jedem Muskel genau bestimmen. Ausserdem wurden noch eine grössere Zahl einzelner, um postmortale Kontraktionen und Verziehungen zu vermeiden, meist totenstarrer Muskeln in ähnlicher Weise behandelt. Die folgende Tabelle gibt die dabei gefundenen Werte in Durchschnittszahlen wieder:

Rectus lateralis	281
Rectus inferior	175
Rectus superior	148
Rectus medialis	96
Obliquus superior	108
Obliquus inferior	78
Levator palpebrae sup.	23
Retractor bulbi	20

Die Zahl der Spindeln in dem Obliquus inferior liess sich infolge seiner Verlaufsrichtung schwer bestimmen, ich habe deshalb ihn isoliert und für sich behandelt. Diese Tabelle zeigt uns, dass die weitaus meisten Spindeln enthalten sind in dem Rectus lateralis, dann folgt in grossem Abstand der Rectus inferior, dann der Rectus superior, Obliquus superior, Rectus medialis und Obliquus inferior; die nun folgenden stehen in ihrer Spindelzahl ungefähr gleich. Am wenigsten Spindeln enthalten Levator palpebr. sup. und Retractor bulbi.

Leider existieren keine exakten Angaben in der Literatur über die Zahl der Spindeln in anderen Körpermuskeln, nur bei Kölliker findet sich die Angabe, dass sich bei einem vierjährigen Kinde in jedem Bauch des M. omohyoideus ungefähr 15 Spindeln fanden. Die Autoren haben sich hier immer damit begnügt, die Zahl der Spindeln auf einem oder mehreren Querschnitten zu bestimmen. So gibt Forster als Maximum im M. genioglossus 13, im M. omohyoideus 7, im M. hyoglossus 6 an. Mit diesen Angaben verglichen sind die Augenmuskeln des Schafes als ausserordentlich spindelreich zu bezeichnen. Es würde der Rectus lateralis ungefähr die zehnfache Anzahl enthalten als der Omohyoideus im Fall von Kölliker, und was die Querschnittszahl anlangt, so fand ich als Maximum im Rectus lateralis 39 Spindeln, also fast dreimal soviel als Forster im Omohyoideus.

Die letztere Autorin stellt dann auch die Vermutung auf,

dass die Spindelzahl abhängig sei von der Zahl der vorhandenen Nervenbündel. In unserem Falle war nun diese Vermutung relativ leicht auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Ich habe zu diesem Zwecke an Querschnittspräparaten die Zahl der Nervenfasern in den Nn. oculomotorius, trochlearis und abducens festgestellt, indem ich die Schnitte mittels des Projektionsapparates zeichnete und dann die Fasern in den Zeichnungen auszählte. Es ergab sich für den N. oculomotorius ca. 7000, für den N. trochlearis ca. 1500 und für den N. abducens ungefähr dieselbe Zahl von Fasern. Die Zahl der Spindeln dagegen betrug in den vom N. oculomotorius versorgten Mm. rectus superior, rectus medialis, rectus inferior, obliquus inferior, levator palpebrae sup. und retractor bulbi 450, in dem vom N. trochlearis versorgten M. obliquus superior 108, in dem vom N. abducens versorgten M. rectus lateralis 281. Diese Zahlen zeigen auf das deutlichste, dass ein Zusammenhang zwischen Zahl der zutretenden Nervenfasern und Zahl der Spindeln in keiner Weise existiert. Trochlearis und Abducens besitzen ungefähr die gleiche Anzahl von Nervenfasern, der Rectus lateralis dagegen ungefähr $2\,^1/_2$ mal soviel Spindeln als der Obliquus superior. Der Oculomotorius enthält ca. fünfmal soviel Nervenfasern als Trochlearis und Abducens und seine Muskeln enthalten ungefähr viermal soviel Spindeln als der Obliquus superior, aber noch nicht zweimal soviel als der Rectus lateralis. Von einer Konstanz kann also gar keine Rede sein.

Von Interesse wäre dann noch die Bestimmung des Verhältnisses zwischen Muskelmasse und Spindelmasse, das ich in einem Falle für den M. rectus lateralis folgendermassen feststellte: Die Schnitte wurden bei 60facher Vergrösserung auf glattes Papier gezeichnet und dann gewogen. Nun wurden die bei dieser Vergrösserung recht gut zu zeichnenden Spindelquerschnitte sorgfältig ausgeschnitten und wiederum gewogen. Es ergab sich das Gewicht des Muskels in den Papierschnitten zu 2225 gr, das der Spindelquerschnitte zu 21,4 gr. Das heisst also, es verhält sich Spindelmasse zu Muskelmasse wie 1 : 103,9 oder die Spindelmasse bildet im Maximum ca. 1% der Muskelmasse.

II. Bau und Zusammensetzung der Muskelspindeln.

In der Zusammensetzung der Muskelspindel müssen wir unterscheiden zwischen Spindelscheide und Spindelinhalt.

Der letztere wird gebildet von den Muskelfasern, den Nervenfasern, dem Bindegewebe, den Blutgefässen und der Spindelflüssigkeit. Ich wende mich zunächst zur Besprechung der Spindelscheide.

Die Scheide der Muskelspindel.

Zur Untersuchung der Spindelscheide eignen sich neben Gefrierschnitten durch frische Muskeln vor allem Gefrierschnitte von Formalinmaterial. Von einer Einbettung, sei es in Celloidin oder Paraffin, ist ganz abzuraten, da die Scheide immer mehr oder weniger stark schrumpft und sich in Falten legt. Zur Färbung leistet die Giesonmethode kombiniert mit der Weigertschen Elastinmethode Vorzügliches. Auch die Cajalsche Silbermethode gibt besonders für den Lamellenbau sehr demonstrative Präparate.

Die Scheide setzt sich zusammen aus bindegewebigen Lamellen und aus Zellen. Die Lamellen liegen konzentrisch geschichtet, ihre Zahl wechselt, sowohl bei den einzelnen Spindeln, als auch an einzelnen Stellen einer jeden Spindel, scheint jedoch 12 nicht zu überschreiten. Dieses Maximum wird immer nur im Spindelbauch, also da, wo die Spindel ihren grössten Durchmesser hat, erreicht. Nach den Polen zu nimmt die Zahl der Lamellen kontinuierlich ab und sie verlieren sich schliesslich in dem Perimysium internum. An der Übergangsstelle trifft man immer eine deutliche Anhäufung von Zellen.

Jede Lamelle setzt sich zusammen aus dicht aneinander gelagerten, längs und zirkulär verlaufenden Bindegewebsfibrillen. Ausserdem aber finden sich zwischen den letzteren zahlreiche elastische Fasern, deren Nachweis mir nur durch die oben erwähnte Kombination der Orcein- mit der Resorcin-Fuchsinmethode gelang. Diese elastischen Fasern sind zum grössten Teil von sehr geringem Kaliber, doch treten zwischen den feinen Fasern auch gröbere auf. Ihrer Anordnung nach kann man von den Fasern drei Kategorien unterscheiden (Taf. XXVIII, Fig. 1 und 2):

1. Längsfasern, d. h. Fasern, die der Spindelachse parallel laufen. Sie finden sich am zahlreichsten in den innersten Lamellen, nach aussen werden sie spärlicher. Im Muskelquerschnitt erscheinen sie als scharf schwarz-blau gefärbte

Pünktchen. Die oberflächlich gelegenen Fasern gehen zahlreiche Anastomosen mit den elastischen Fasern des Perimysium internum ein.

2. Perforierende Fasern. Damit möchte ich ziemlich feine, konstant vorkommende Fasern bezeichnen, die sich von den Längsfasern dadurch auszeichnen, dass sie nicht in derselben Lamelle verlaufen, sondern die Spindelscheide in schrägem Verlauf durchsetzen und so von einer Lamelle in die nächsten eindringen. Sie können von der äussersten Lamelle in die innerste vordringen und in ihrem weiteren Verlauf sich wieder nach aussen wenden.
3. Spiralfasern. Die weitaus meisten und dabei auch stärksten elastischen Fasern der Spindelscheide nehmen einen spiraligen Verlauf. Sie liegen dicht nebeneinander und laufen in ziemlich enge gewundenen Touren von einem Spindelende zum anderen.

Die zelligen Elemente der Spindelscheide sind Fibroblasten, Bindegewebszellen, die sich einmal überall zwischen den Lamellen finden, dann aber vor allem an der Innenfläche sich in einer kontinuierlichen Lage zur Bildung einer Art Endothel zusammenschliessen. Eine ähnliche, wenn auch vielleicht nicht ganz so kontinuierliche Schicht schliesst die Scheide auch nach aussen ab.

Die Spindelmuskelfasern.

Den wichtigsten und markantesten Bestandteil der Muskelspindeln bilden die Muskelfasern. Es sind das quergestreifte Muskelfasern, die in verschiedener Zahl und verschiedener Weise in die Spindel eintreten und aus ihr wieder austreten. Was zunächst die Zahl der in eine Spindel eintretenden Muskelfasern anlangt, so ist sie eine geringere bei den einbauchigen, eine grössere bei den mehrbauchigen Spindeln. Als Minimalzahl habe ich bei einbauchigen Spindeln 3, als Maximalzahl 15 Fasern gezählt. Bei den mehrbauchigen Spindeln steigt diese Zahl noch beträchtlich, manchmal auf das 3—4 fache. Eine genaue Zählung ist in letzteren Fällen schwer möglich.

Hierzu wäre zu bemerken, dass man eventuell auch von einfaserigen Muskelspindeln sprechen könnte. Ich fand nämlich, wenn auch in relativ seltenen Fällen, eine einzige Muskelfaser

eine kurze Strecke weit umgeben von einem Mantel dicht gelagerter Zellen, zwischen denen sich auch, allerdings höchst spärliche Bindegewebsfasern nachweisen liessen. Es handelt sich immer um ganz gewöhnliche Muskelfasern und da ich auch nervöse Elemente in diesen Gebilden nicht mit Bestimmtheit nachweisen konnte, so möchte ich sie auch nicht als Spindeln ansprechen.

Auch die Zahl der aus der Spindel austretenden Fasern ist erheblichen Schwankungen unterworfen und ist durchaus nicht immer gleich der der eintretenden, manchmal grösser, manchmal geringer.

Diejenigen Muskelfasern, welche in die Muskelspindeln eintreten, gehören sämtlich zu den exquisit schmalen Muskelfasern, wenn sich auch nicht unerhebliche Differenzen wieder unter ihnen finden. So enthält gewöhnlich eine jede Spindel eine breitere neben mehreren ganz schmalen Fasern, wie sie sich unter den gewöhnlichen Muskelfasern nur selten finden. Als ganz charakteristisches Merkmal der Spindelmuskelfasern gegenüber den gewöhnlichen Muskelfasern muss angesehen werden, dass sie sich innerhalb der Spindel dichotomisch teilen und die Teiläste sich netzförmig miteinander verbinden und ferner, dass jede Muskelfaser innerhalb der Spindel eigenartige bläschenförmige Gebilde enthält, die den gewöhnlichen Muskelfasern fehlen.

Auf den Gedanken an eine netzförmige Verbindung der Muskelfasern der Spindel, die meines Wissens bis jetzt noch nicht beschrieben worden ist, mussten verschiedene Punkte hinlenken. Einmal der Umstand, dass die Zahl der eintretenden Fasern in sehr vielen Fällen nicht der Zahl der austretenden entspricht. Ferner zeigen Querschnitte des Spindelbauches vielmehr einzelne Muskelfaserquerschnitte, als Schnitte, die in die Nähe der Spindelpole fallen und drittens finden sich unter diesen zahlreichen Faserquerschnitten im Spindelbauch einzelne ausserordentlich kleine. Sie tauchen auf einmal auf und sind nach zwei bis drei Schnitten verschwunden.

Wenn also, wie gesagt, diese Tatsachen auch den Gedanken an ein Fasernetzwerk innerhalb der Spindel nahe legen, so ist mir der direkte Nachweis desselben doch erst sehr spät gelungen.

Nach der Sihlerschen Methode hergestellte Macerationspräparate zeigten zwar häufig gabelig gespaltene Fasern, aber niemals netzförmig miteinander verbundene. Ihr Nachweis gelang erst durch die Zuhilfenahme des Gefrierlängsschnittes. Hierfür kann man jedoch aus den früher auseinandergesetzten Gründen nur totenstarre Muskeln benutzen. Dann zeigt sich aber auch das Netzwerk in jeder nur wünschenswerten Klarheit und Deutlichkeit.

Man erkennt, dass die in die Spindel eintretenden Fasern von Stelle zu Stelle Seitenzweige unter sehr spitzem Winkel abgeben und sich durch dieselben mit benachbarten Fasern verbinden. Die Feinheit dieser Seitenzweige macht es erklärlich, dass sie in den Isolationspräparaten leicht abreissen und so der Beobachtung entgehen. Andererseits sind sie infolge der sehr spitzwinkligen Abzweigung auch auf dem Querschnitt nur sehr schwer zu erkennen. Unsere Fig. 5 (Taf. XXVIII) zeigt dieses muskulöse Netzwerk innerhalb der Muskelspindel, welches in vielen Fällen lebhaft an die Verhältnisse der Herzmuskulatur erinnert.

Bei den einbauchigen Spindeln bildet sich so ein lang gestrecktes an beiden Enden spitz auslaufendes Maschenwerk. Am einen Ende treten eine bestimmte Anzahl Muskelfasern zu seiner Konstituierung zusammen, am anderen Ende entwickeln sich aus ihm die austretenden Fasern, deren Zahl, wie nochmals hervorgehoben sei, durchaus nicht immer der der eintretenden entspricht.

Dazu kommen bei den mehrbauchigen Spindeln noch die seitlich eintretenden Fasern, die ebenfalls in die Bildung jenes Netzwerkes eingehen.

Wenn wir uns zu dem feineren Bau der in die Muskelspindel eintretenden Muskelfasern wenden, so ist über die kontraktile Substanz nichts besonderes zu melden, sie zeigt ganz genau dieselben Verhältnisse, wie in den übrigen Augenmuskelfasern. Auch bezüglich der Anordnung und Verteilung der Zwischensubstanz, Sarcoplasma und interstitielle Körner zeigen die Spindelmuskelfasern kein abweichendes Verhalten. Bekanntermassen bieten ja die Fasern der Augenmuskeln in dieser Hinsicht ausserordentlich starke Variationen. Neben ganz exquisit hellen, sarcoplasmaarmen und körnerfreien Fasern finden sich ausserordentlich dunkle Fasern, die einen enormen Gehalt an Sarcoplasma und interstitiellen Körnern besitzen, wie man sie wohl kaum an einer

anderen Stelle des Säugetierkörpers antrifft. Zwischen diesen beiden Extremen finden sich alle möglichen Übergänge (Taf. XXVIII, Fig. 7).

Ganz ähnlichen Verhältnissen begegnet man nun auch in den Spindelmuskelfasern. Man beobachtet unter ihnen sarcoplasmaarme und sarcoplasmareiche Fasern. Solche enorme Unterschiede wie in den Augenmuskelfasern sind allerdings kaum anzutreffen. Die Spindelmuskelfasern bewegen sich diesbezüglich mehr auf einer mittleren Linie.

Was die Lage der Kerne anlangt, so ist sie ja in den Augenmuskelfasern überhaupt niemals so typisch peripher, wie in den Skelettmuskeln. Man findet hier, besonders in den dunklen, sarcoplasmareichen Fasern sehr häufig zentralgelegene Kerne. Diese Lagerungsart ist nun für die Spindelmuskelfasern typisch, in ihnen liegen die Kerne wohl immer zentral, und zwar in verschieden grossen Abständen. Jeder Kern ist umgeben von einer geringen Sarcoplasmaschicht, die sich als feiner Faden durch die Achse der Faser hindurch erstreckt, um in der unmittelbaren Nähe eines jeden Kernes sich konisch zu verdicken.

Wenn also auch die Spindelmuskelfasern, wenn wir von ihrer netzförmigen Verbindung absehen, sich von den übrigen Augenmuskelfasern nur unwesentlich unterscheiden, so zeigen sie doch ein Merkmal, das sie streng von jenen trennt. Das ist die Einlagerung von eigenartigen bläschenförmigen Gebilden. Dieselben sind zuerst wohl von Kühne beschrieben und von ihm als Kerne angesprochen worden. Derselben Ansicht haben sich später Kölliker, Felix und viele andere angeschlossen. Es sollte hier durch Kernteilung eine Kernvermehrung zustande kommen und so die bläschenhaltige Stelle gleichsam das Wachstumszentrum der Faser bilden.

Sehen wir uns nun diese eigenartigen Gebilde etwas näher an, so wäre zunächst hervorzuheben, dass sie sich ohne Ausnahme in jeder Spindelmuskelfaser finden. Sie liegen immer im Spindelbauch, aber durchaus nicht immer in seiner Mitte, sondern auch recht häufig den Polen genähert.

Es handelt sich um kleine, mehr oder weniger kuglige Gebilde; liegen sie sehr dicht, was häufig vorkommt, so können sie sich gegenseitig durch Druck zu unregelmässigen Körpern deformieren. Ihre Grösse dürfte im Mittel die eines roten Blut-

körperchens sein und schwankt ungefähr zwischen 5 μ und 15 μ. Sie sind also einerseits ungefähr ebenso gross, andererseits mindestens doppelt so gross als die Muskelfaserkerne.

Die dicht aneinander gelagerten Bläschen bilden in ihrer Gesamtheit eine spindlige in die Muskelfaser eingefügte Masse, aber eine Spindel mit abgestumpften Polen. In der Mitte finden sich auf dem Querschnitt drei bis fünf Bläschen, nach den Polen zu nehmen die Bläschen auf dem Querschnitt an Zahl ab, dafür aber an Grösse zu, so dass die Bläschenspindel an den Enden nur um ein Weniges dünner ist, als in der Mitte. Aus einer Anzahl von mir angestellter Messungen an Längsschnitten, Querschnittsserien und isolierten Fasern ergibt sich eine Länge der Bläschenspindel von 0,075—0,175 mm und ein Durchmesser von ca. 15 μ an den Polen und 20 μ in der Mitte. Die Zahl der in einer Spindelmuskelfaser sich findenden Bläschen dürfte wohl um einen mittleren Wert von 50 schwanken.

Da, wo die Bläschen liegen, fehlt natürlich die kontraktile Substanz. Anfangs schien es mir, als ob dieses Fehlen vollkommen sei, später aber erkannte ich, besonders durch das eingehende Studium zahlreicher Methylenblaupräparate, dass die Bläschen niemals direkt an das Sarcolemma grenzen, sondern, dass auch selbst an den Stellen der stärksten Bläschenanhäufung die Bläschenspindel nach aussen immer noch von einem wenn auch äusserst dünnen Mantel kontraktiler Substanz umhüllt wird. Zwischen den einzelnen Bläschen findet sich eine geringe Menge von Sarcoplasma, das die einzelnen Bläschen voneinander scheidet.

An die Pole einer jeden Bläschenspindel schliessen sich nun jederseits Muskelkerne, zunächst sehr dicht gelagert; je weiter wir uns von der Bläschenspindel entfernen, um so weiter auseinander rücken die Kerne, um schliesslich ihren normalen Abstand einzunehmen.

Es kam nun darauf an, das Verhalten dieser Bläschen gegen unsere gewöhnlichen mikroskopischen Reagentien und Farbstoffe festzustellen. Diese Untersuchungen wurden teils am frischen Präparat, teils am Gefrierschnitt von Formalinmaterial ausgeführt und ergaben eine grosse Widerstandsfähigkeit gegen jene Reagentien und Farbstoffe. Sowohl Essigsäure als auch Kalilauge lassen die Bläschen unverändert. Durch Behandlung mit Osmiumsäure treten sie wohl schärfer hervor, doch ist weder eine Schwärzung des

Randes, noch der Mitte zu erzielen, auch nicht durch nachfolgende Alkoholbehandlung. Dementsprechend färbten sich diese Gebilde auch nicht mit unseren gebräuchlichen Fettfarbstoffen (Sudan, Fettponceau, Scharlach). Gegen Farbstoffe verhalten sich die Bläschen, wie schon angedeutet, ziemlich refraktär. Mit Hämatoxylin ist keine Färbung zu erzielen, höchstens dass die Kontur etwas stärker hervortritt. Ebenso verhalten sich typische Protoplasmafarbstoffe. Etwas näheres über die Natur der Bläschen ergab die Färbung mit Kresylviolett. Hier erschienen die Bläschen deutlich metachromatisch rot gefärbt, zeigten also das gleiche Verhalten wie die Muskelkerne. Am deutlichsten aber kann die Natur der Bläschen erkannt werden durch Färbung mit der Biondilösung. Mit ihr tingieren sich die Bläschen deutlich blau. Jedes Bläschen ist umgeben von einer blau gefärbten, dünnen Rindenzone, das Innere erscheint ganz schwach rot und deutlich heben sich aus diesem roten Inhalt ganz minimale, zerstreute blaue Körnchen hervor.

Die Biondifärbung bringt nun auch den Zusammenhang zwischen Bläschen und Muskelkernen auf das Beste zur Anschauung. Untersucht man nämlich die Gegend der Pole der Bläschenspindel, so erkennt man unzweifelhafte Übergänge. Die den Polen benachbarten Muskelkerne zeigen grosse Ähnlichkeit mit den Bläschen, auch sie enthalten, abgesehen von der chromatischen Membran, nur ganz minimale Mengen von Chromatin. Je weiter wir uns von den Bläschenspindelpolen entfernen, um so chromatinreicher werden die Kerne.

Es ist also nach dem angeführten ganz unzweifelhaft, dass die Bläschen, wie das ja auch von den oben zitierten Autoren schon behauptet worden ist, aus den Muskelkernen hervorgehen. Und unzweifelhaft entstehen sie durch Teilung jener Kerne, sei es nun mitotisch oder amitotisch. Sie unterscheiden sich von ihnen einmal durch einen stark hervortretenden Mangel an Chromatin, durch die starke Aufhellung und die grösseren Dimensionen. Es hat den Anschein, als ob die Bläschen aus den Kernen durch eine Art hydropischer Schwellung entstünden.

Die Bläschen mit einer Vermehrung der Muskelfasern in Zusammenhang zu bringen und die Bläschenspindel gleichsam als ein Wachstumszentrum anzusprechen, ist meiner Ansicht nach nicht angängig. Dagegen spricht das ganze Verhalten dieser

Gebilde. Das sind keine Kerne, die in Teilung und Vermehrung begriffen sind; diese Prozesse sind unzweifelhaft schon lange abgelaufen und die Bläschenspindel liegt in der Muskelfaser als anscheinend ganz indifferente Masse.

Es ist mir niemals auch im entferntesten gelungen, innerhalb der Bläschenspindel oder in ihrer unmittelbaren Nähe Kernteilungsvorgänge zu beobachten. Auch eine Abspaltung von Muskelfasern an dieser Stelle habe ich nie gesehen und erscheint mir auch höchst unwahrscheinlich. Während, wie oben ausgeführt, die Muskelspindelfasern vielfach miteinander anastomosieren, ist immer die Gegend der Bläschenspindel frei von solchen Seitenzweigen.

Die morphologische Wertung der Bläschen wäre meiner Ansicht nach die, dass sie durch Teilung aus Muskelfaserkernen hervorgegangene, mit Flüssigkeit gefüllte und in die Muskelsubstanz eingelagerte, sonst aber indifferente hohlkugelartige Gebilde darstellen. Des Näheren soll auf diese Frage bei der Besprechung der physiologischen Bedeutung der Muskelspindeln überhaupt eingegangen werden.

III. Die Nerven der Muskelspindel.

Den zweiten ebenfalls ausserordentlich wichtigen Bestandteil einer jeden Muskelspindel bilden die Nervenfasern, die einer ausgebildeten Spindel niemals fehlen. Die Zahl der in eine Spindel eintretenden Fasern schwankt zwischen 2 und 13 und zwar erhalten die kleineren Spindeln weniger, die grösseren Spindeln zahlreichere Nervenfasern.

Diese Fasern sind jedenfalls zum weitaus überwiegenden Teil markhaltige Fasern. Sherrington hat auch marklose, sehr feine Fasern beschrieben, welche in die Spindel eindringen. Ich glaube an einzelnen Stellen ähnliches beobachtet zu haben, ohne jedoch in dieser Beziehung ein sicheres Urteil abgeben zu wollen. Aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich bei diesen feinen marklosen Fasern um Vasomotoren, die mit den Gefässen die Scheide durchbrechen.

Die markhaltigen Nervenfasern treten an ganz verschiedenen Stellen in die Spindel ein. Entweder liegt die Eintrittsstelle an den Polen oder im Spindelbauch oder zwischen beiden. Nicht

sämtliche Nervenfasern, welche in die Spindel eintreten, finden in ihr auch ihr Ende, recht häufig konnte ich auch beobachten, dass eine Nervenfaser, einmal in die Spindel eingetreten, dieselbe wieder verliess, um ausserhalb zu enden.

In der Spindelhöhle angekommen, beschreiben die Fasern meistens zahlreiche Spiraltouren, um sich dann in der im folgenden zu beschreibenden Weise zu teilen und zu verzweigen.

Da bekanntermassen sich in der Muskelspindel motorische und sensible Nervenendigungen nebeneinander finden und da andererseits von verschiedenen Seiten die Behauptung aufgestellt worden ist, dass sich motorische und sensible Nervenfasern be-

Fig. 3.

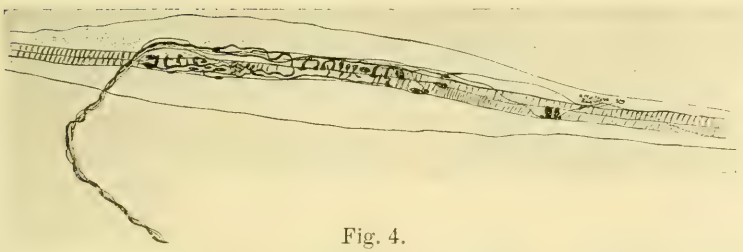


Fig. 4.

züglich ihres Kalibers voneinander unterscheiden, so habe ich auf diesen Punkt mein besonderes Augenmerk gerichtet und kann darüber folgendes aussagen. Das Kaliber der in die Spindel eintretenden Nervenfasern ist erheblichen Schwankungen unterworfen. Man findet neben ganz groben Fasern recht feine. Allerdings kann man sagen, dass selbst bei Versorgung durch nur wenige Fasern sich immer eine oder zwei durch besondere Dicke auszeichnen. Den Charakter der Faser festzustellen, fällt in unserem Falle nicht schwer, denn man kann ohne weiteres jede Faser bis zu ihrer schliesslichen Endigung verfolgen. Da zeigte sich dann, dass von einer Einheitlichkeit hier gar keine Rede sein kann, etwa so, dass nur die dicken Fasern sensible und die dünnen Fasern

motorische Endapparate versorgten. Im Gegenteil wurde eine ganz typische motorische Endplatte bald von einer exquisit dicken, bald von einer exquisit dünnen Faser versorgt und ähnlich lag der Fall bei den sensiblen Endigungen.

Die Fasern treten immer vollständig d. h. mit ihren Scheiden in die Muskelspindel ein und verlieren dieselben erst kurz vor ihrer Endigung.

Über das Verhalten der Nervenfasern innerhalb der Spindelscheide mögen uns die nebenstehenden halb schematisch ge-

Fig. 5.

Fig. 6.

haltenen Skizzen Aufschluss geben und zwar wollen wir zunächst zwei kurze, dann zwei halblange und schliesslich mehrere ganz lange Spindeln besprechen.

Als ersten Fall wähle ich eine kleine, recht kurze einbauchige Spindel aus (Textfig. 3). Zu ihr gelangen von links her drei Nervenfasern, eine exquisit dicke und zwei mitteldicke. Die erste tritt ein in den links gelegenen sensiblen Endapparat, die letzteren versorgen die rechts gelegenen motorischen Endplatten.

Auch der zweite zu beschreibende Fall (Textfig. 4) betrifft eine ganz kurze einbauchige Spindel. In die linke Seite des Spindelbauches tritt ein Nervenstämmchen ein, bestehend aus einer exquisit dicken, zwei mitteldicken und einer ausserordentlich feinen Faser. Von ihnen wenden sich zwei und zwar die beiden

mitteldicken Fasern zu den rechts gelegenen motorischen Endplatten, während der mehr links gelegene sensible Endapparat von den beiden extrem starken resp. dünnen Fasern versorgt wird.

Textfig. 5 führt uns eine einbauchige Spindel von mittlerer Länge vor. In sie tritt von links her ein feines Nervenstämmchen ein, bestehend aus einer recht groben und einer ganz feinen Faser. Die erstere löst sich in den den grössten Teil unserer Figur einnehmenden sensiblen Endapparat auf, während die feine Faser leicht geschlängelt die Spindelhöhle durchsetzt, um zu den ganz rechts gelegenen motorischen Endplatten zu gelangen.

Etwas kompliziertere Verhältnisse und gleichzeitig ein interessantes Novum zeigt uns Textfig. 6. Hier haben wir zwei Nervenstämmchen, von denen das links gelegene nur zum Teil,

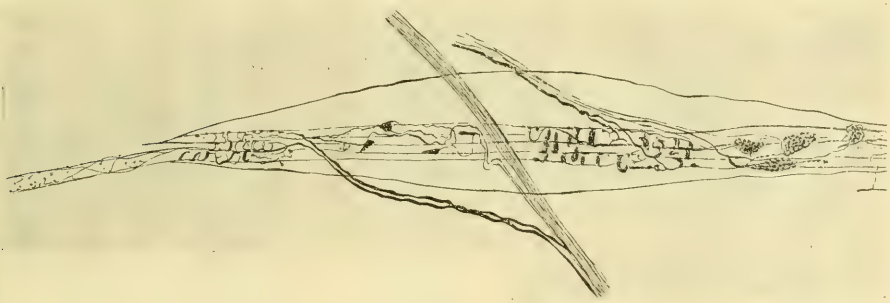


Fig. 7.

das rechts gelegene ganz die Spindel versorgt. Aus dem ersteren tritt eine dicke Faser in die Muskelspindel ein, gabelt sich mehrfach und bildet einen ausgedehnten sensiblen Endapparat. Das rechte Stämmchen führt drei Fasern, eine dicke und zwei dünne, eine von den letzten wendet sich, in die Spindel eingetreten, im Bogen nach rechts zu den hier gelegenen Endplatten, die dicke Faser tritt in den sensiblen Endapparat ein und die zweite der dünnen Fasern läuft in Bogenwindungen innerhalb der Spindelhöhle nach links, um dann im rechten Winkel abzubiegen, die Spindelhöhle zu verlassen und in einer motorischen Endplatte an einer benachbarten Muskelfaser zu endigen.

Nun noch einige mehrbauchige, lange Spindeln. In Textfigur 7 haben wir zwei Nervenstämmchen, das eine kommt von oben, das andere von unten. Das erste tritt ganz in den rechten

Teil der Spindel ein und besteht aus drei mitteldicken und einer dickeren Faser. Von ihnen gehen die mitteldicken Fasern zu den ganz rechts gelegenen motorischen Endplatten, die dicke Faser versorgt den mehr links gelegenen sensiblen Endapparat. Das andere von unten kommende Stämmchen läuft über die Spindel weg und schickt dabei in sie hinein zunächst zwei gröbere Fasern, die den am weitesten links gelegenen sensiblen Endapparat versorgen und ausserdem zwei dünne Fasern, die sich zu den rechts anschliessenden motorischen Endplatten wenden.

In dem Falle der Textfig. 8 treten in die Spindel ein fünf kleine Nervenbündel und eine isolierte Faser links, die teils aus groben, teils aus feinen Fasern bestehen und zwei verschiedenen Nervenstämmen entstammen. Das erste Stämmchen links teilt sich nach seinem Eintritt in zwei Zweige, von denen der eine

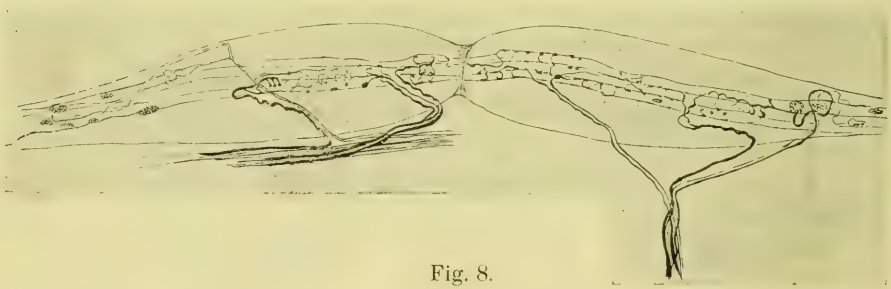


Fig. 8.

sich zum sensiblen Endapparat wendet, der andere die weiter links d. h. polwärts gelegenen motorischen Endplatten versorgt. Die isolierte Faser, die am weitesten links polwärts in die Spindel gelangt, endigt in einer motorischen Platte. Das zweite, dritte und vierte Bündelchen versorgen ausschliesslich den sensiblen Endapparat und das fünfte am weitesten rechts eintretende Bündelchen versorgt wieder ganz den motorischen Endapparat.

Im siebenten und letzten zu beschreibenden Falle (Textfigur 9) handelt es sich um eine lange aber nur einbauchige Spindel. Zu ihr treten von rechts zwei kleine Nervenbündel, von denen das eine, nachdem es um die Spindelmuskelfasern eine Spiraltour beschrieben, sich mit dem anderen vereinigt. Das so entstandene sekundäre Bündel zieht in leichtem Bogen nach links und schickt dabei zwei Fasern in den hier gelegenen sensiblen Endapparat, zu welchem sich der grösste Teil der noch bleibenden

Fasern wendet. Nur eine einzige und zwar eine dicke Faser bleibt an ihm unbeteiligt, läuft an den Spindelmuskelfasern entlang und teilt sich in drei Zweige. Einer derselben versorgt die ganz links gelegene motorische Endplatte der Spindelmuskelfaser, die beiden anderen dagegen verlassen die Spindelhöhle, wenden sich nach oben resp. unten und gelangen hier zu je einer Muskelfaser, an der sie in varikösen Verzweigungen enden.

Wie wir aus den beschriebenen Fällen, denen ich noch beliebige viele anreihen könnte, ersehen, ist das Verhalten der Nerven der Spindel gegenüber ein sehr variables. Entweder treten motorische und sensible Fasern in demselben Stämmchen zur Spindel oder in verschiedenen. Recht häufig tritt zur Spindel eine einzelne motorische Faser und ausserdem ein Stämmchen

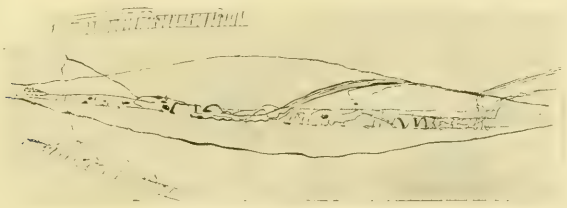


Fig. 9.

gemischter Fasern. Diese motorische Faser kann sich entweder von einem benachbarten gemischten Stämmchen abzweigen, oder aber sie entsteht durch Teilung einer anderen motorischen Faser, so dass also der eine Ast einer motorischen Nervenfaser gewöhnliche Muskelfasern, der andere Spindelmuskelfasern versorgt.

Ein ganz gewöhnliches Vorkommnis ist es ferner, dass eine motorische Nervenfaser in die Spindel eintritt, sie in vielfachen Windungen durchsetzt, um sich dann in zwei oder mehrere Äste zu teilen, von denen einer innerhalb der Spindel endet, während die anderen die Spindel wieder verlassen und zu benachbarten gewöhnlichen Fasern sich begeben.

Dieses Verhalten zeigt zur Evidenz, dass zwischen der motorischen Versorgung der Spindelmuskelfasern und der der übrigen Muskelfasern absolut kein Unterschied besteht.

Ein ganz ähnliches Verhalten hat Dogiel (34 b) auch innerhalb der Spindel von den sensiblen Fasern beschrieben. Unter den sehr zahlreichen Präparaten, die ich diesbezüglich auf das

eingehendste durchmusterte, ist mir folgender Fall nur ein einziges Mal zu Gesicht gekommen, so dass ich ihn immerhin als eine Ausnahme betrachten muss. Hier trat eine sensible Faser in den Endapparat einer Spindelmuskelfaser ein, verliess dann die Spindel, um zu einer benachbarten Muskelfaser sich zu begeben und diese in Spiraltouren zu umflechten.

Wenn wir uns nun zu den Endapparaten selbst wenden, so wären zunächst einige Bemerkungen über ihre Topographie am Platze. In jeder Spindel finden sich neben sensiblen immer auch motorische Endapparate; Spindeln, die nur eines von beiden enthalten, habe ich niemals beobachtet. Die Lage der Endapparate schwankt, bald liegen sie mehr im Spindelbauch, bald sind sie mehr den Polen genähert. Immer aber findet sich zwischen den einzelnen Endapparaten eine nervenfreie Strecke.

Häufig ist das Verhalten so, dass im Spindelbauch ein ausgedehnter sensibler Endapparat gelegen ist und in den Polen je ein aus mehreren Endplatten bestehender motorischer Endapparat sich findet. Doch stellt dieses Verhalten durchaus nicht die Regel dar, es kann umgekehrt auch der motorische Apparat zwischen zwei sensiblen liegen oder es kann schliesslich motorischer und sensibler Apparat miteinander abwechseln.

Mag also das gegenseitige Verhältnis der beiden Apparate auch noch so schwankend sein, so zeigt sich doch in einer anderen Beziehung eine absolute Konstanz. Sie betrifft das Lageverhältnis der früher erwähnten Bläschen zum sensiblen Endapparat. Wie früher ausgeführt wurde, ist die Lage dieser Gebilde ebenfalls eine inkonstante, indem sie sich manchmal mitten im Spindelbauche, manchmal mehr den Polen genähert vorfinden. Ihre Lage entspricht nun immer und überall der des sensiblen Endapparates, so dass der Satz gilt: keine Bläschen ohne sensiblen Endapparat, und umgekehrt, kein sensibler Endapparat ohne Bläschen. Es besteht also immer zwischen diesen beiden Gebilden ein inniger und unverkennbarer Konnex.

Wir wenden uns nun zur näheren Beschreibung der beiden Arten von Endapparaten und beginnen mit dem motorischen. Der motorische Endapparat setzt sich zusammen aus den einzelnen motorischen Endplatten, deren Zahl in jedem Endapparat eine wechselnde ist. Im einfachsten Falle besteht der ganze Apparat aus einer einzigen Endplatte, öfters dagegen finden sich mehr End-

platten. Ihre Zahl mit absoluter Sicherheit zu bestimmen, ist natürlich unmöglich, denn man wird immer den Einwand machen können, dass sich eben nicht alle Platten gefärbt haben. Aber in den Fällen, wo der sensible Endapparat in seiner ganzen Ausdehnung, wo alle nachweisbaren Fasern gefärbt waren, verliert dieser Einwand doch recht sehr an seiner Schlagkraft. Ich habe in den vollkommensten Präparaten nie mehr als acht Endplatten in jedem Apparat gefunden. Da nun in maximo 15 Spindelmuskelfasern innerhalb der Spindel sind, so lässt sich leicht erkennen, dass die Zahl der Muskelfasern im grossen und ganzen der Zahl der motorischen Endplatten entspricht.

Allerdings lässt sich gar nicht selten beobachten, dass ein und dieselbe Muskelfaser zwei dicht nebeneinander gelegene Endplatten enthält. Es gehören somit zweiplattige Fasern nicht zu den Seltenheiten.

Zu jedem motorischen Endapparat tritt in den meisten Fällen nur eine einzige motorische Nervenfaser, seltner deren zwei. So konnte ich in einem Falle in einem Endapparat acht Endplatten zählen, die sämtlich von einer, allerdings dicken motorischen Faser versorgt wurden. Die Faser gibt dabei von Fall zu Fall einen Zweig ab; plötzlichen bouquetförmigen Zerfall der Faser konnte ich nicht beobachten.

Was nun den Bau der motorischen Endplatten selbst anlangt, so weicht derselbe nicht von dem der gewöhnlichen Endplatten ab. Der motorische Zweig tritt an die Muskelfaser heran, verdünnt sich plötzlich und stark unter Verlust seiner Markscheide und verzweigt sich in Form eines Endgeweihes. Im speziellen Fall ist die Ausbildung des letzteren sehr variabel. Bald sind die einzelnen Sprossen nur sehr fein und mit dicken Knoten besetzt. Bald sind die Sprossen sehr dick, so dass die einzelnen Verdickungen, die auch hier vorhanden sind, wenig hervortreten. Auch die Ausdehnung der Platten ist ausserordentlich variabel, bald sind sie nur sehr klein, bald sind sie so ausgedehnt, dass sie die ganze Peripherie der Muskelfasern umgreifen. Unsere Fig. 10 gibt ein Bild eines solchen motorischen Endapparates, das aber, um die Zeichnung nicht allzu sehr zu komplizieren, nicht in seiner ganzen Ausdehnung dargestellt ist. Wir haben hier acht Endplatten, von denen aber nur sechs dargestellt sind.

Sehr charakteristisch für diesen motorischen Endapparat ist das massenhafte Vorkommen von sogenannten ultraterminalen Fasern, wie sie wohl zuerst von Ruffini bei Reptilien beschrieben worden sind. Aus den in Fig. 10 (Taf. XXIX) bezeichneten Endplatten sieht man einen feinen Faden sich herauslösen, der zunächst in flachem Bogen weiterziehend bald rechtwinklig umbiegt, um dann mit feinen fädigen, manchmal auch etwas knotig verdickten Zweigen an den Spindelmuskelfasern zu enden. Die eingehende Untersuchung des Präparates zeigt, dass dieser Faden sich aus zwei Komponenten zusammensetzt, die eine derselben entsteht aus einer Geweihsprosse, die andere aber löst sich aus dem motorischen Zweig selbst aus, kurz bevor er in die Endplatte eintritt.

Solcher sich aus den motorischen Zweigen ablösender Fibrillen begegnet man in den motorischen Endplatten massenhaft. Ihr Schicksal ist nicht immer ganz leicht zu ermitteln, da man sich nicht leicht in dem Fasergewirr zurecht findet. Da, wo sie gut verfolgt werden konnten, verhielten sie sich immer ganz ähnlich, wie vorher beschrieben. Dabei durchlaufen sie manchmal recht große Strecken und können bis ganz in die Nähe der Spindelpole gelangen.

Das massenhafte Vorkommen von solchen ultraterminalen Fasern legt den Gedanken nahe, dass sie konstante Bestandteile einer jeden Spindelmuskelendplatte darstellen und die letzteren scheinen sich dadurch auch vor den gewöhnlichen Endplatten auszuzeichnen. Ich habe eine sehr grosse Anzahl der letzteren daraufhin eingehend untersucht und konnte nur in ganz verschwindenden Fällen solche ultraterminale Fasern an ihnen nachweisen.

Zum Schluss unserer Beschreibung des motorischen Endapparates wäre noch zu erwähnen, dass gar nicht selten eine Endplatte von zwei motorischen Zweigen versorgt wird. In solchen Fällen entstehen dann sehr ausgedehnte Endplatten. Es hat den Anschein, als ob es sich um Verschmelzung zweier Endplatten handelt.

Wenn wir uns nun zur Besprechung des sensiblen Endapparates wenden, so sei gleich vorausgeschickt, dass derselbe einmal viel ausgedehnter und dann auch viel komplizierter gebaut ist, als der motorische Endapparat. In dieser Beziehung unter-

scheiden sich auch die Spindelmuskelfasern ganz exquisit von den übrigen Augenmuskelfasern. Wenn die letzteren auch sehr reichlich, viel reichlicher als die Skelettmuskelfasern mit sensiblen Endigungen ausgestattet sind, so erreichen diese Endigungen doch niemals die Ausdehnung und Komplikation wie in den Spindeln.

Die sensible Endigung an den gewöhnlichen Augenmuskelfasern stellt sich gewöhnlich so dar, dass die sensible Faser oft auf sehr lange Strecken neben der Muskelfaser entlang läuft oder sie in weiten Spiraltouren umwindet (Taf. XXIX, Fig. 11). Dabei gibt sie von Zeit zu Zeit Seitenzweige ab, die mit kleinen Knötchen oder mit mehr plättchenartiger Verbreiterung an der Muskelfaser enden. Gar nicht selten sind diese Seitenzweige mit mehreren Knötchen besetzt, die entweder dicht aneinander in Form einer kleinen Traube angeordnet sind oder weiter auseinander gezogen sind. Es können so Formen zustande kommen, die motorischen Endplatten zum Verwechseln ähnlich sehen, so dass eine endgültige Entscheidung Schwierigkeiten bereiten kann. Entscheidend dabei muss immer das Verhalten der Nervenfaser sein, auf die Form der Endplatte ist geringerer Wert zu legen. Die motorischen Fasern zweigen sich unter spitzem Winkel vom Stamm ab und verlaufen geraden Wegs zu ihrer Endplatte hin. Die sensible Faser dagegen beschreibt oft weite Umwege und läuft an ihrer Muskelfaser angekommen meist weite Strecken an jener entlang, bevor sie ihre Endapparate entwickelt.

Wenn also auch der sensible Endapparat der gewöhnlichen Augenmuskelfaser sehr ausgedehnt sein kann, so ist er doch im grossen und ganzen recht einfach gebaut. Der sensible Endapparat der Spindelmuskelfaser unterscheidet sich davon einmal durch seine grössere Kompliziertheit und zweitens durch seine grössere Ausdehnung. Die sensiblen Nervenfasern durchbohren entweder einzeln oder zu mehreren die Spindelscheide und treten an die Muskelfasern heran. Ihr weiteres Verhalten ist ein so verschiedenes, dass es schwer fällt, gemeinsame Typen aufzustellen. Im grossen und ganzen lassen sich jedoch zwei verschiedene Arten des Verhaltens erkennen. In dem einen Falle zerfallen die Nervenfasern, an den Muskelfasern angelangt, sofort in mehr oder weniger zahlreiche Äste, die unter rechtem Winkel abbiegen und an den Muskelfasern entlang laufen, oder aber, und das scheint die Mehrzahl der Fälle darzustellen, die Nervenfaser

läuft selbst zunächst ungeteilt an den Muskelfasern entlang und gibt dabei zahlreiche ebenfalls längsverlaufende Äste ab. Die Teilung ist dabei gewöhnlich eine dichotomische. In beiden Fällen entsteht so ein den Muskelfasern dicht anliegendes System längsverlaufender Nervenäste, vergleichbar dem Stamm und Äste eines Baumes umrankenden Epheu.

Von diesen Längsästen nun werden zahlreiche Seitenzweige abgegeben, die eng die Muskelfaser umstrickend ein sehr verschiedenes Verhalten zeigen. Im einfachsten Falle erscheint der Zweig von Stelle zu Stelle perlschnurartig verdickt und endet mit einer ebensolchen Verdickung. Oder der Zweig verbreitert sich in kurzen Abständen in Form grösserer oder kleinerer Platten und endet selbst in einer solchen. Sehr häufig kommen auch hakenförmige Verästelungen vor. Oder der Zweig verbreitert sich zu einem Band, welches die Muskelfaser auf lange Strecken wickelschnurartig umgibt. Da nun alle diese verschiedenen Verzweigungsarten gewöhnlich in einer und derselben Spindel nebeneinander sich finden und ausserdem zwischen den einzelnen Endzweigen noch zahlreiche Anastomen auftreten, so entsteht ein auf den ersten Blick fast unentwirrbares Bild (Fig. 8 und 9).

Im Gegensatz zu dem bei den motorischen Fasern beschriebenen Verhalten konnte ich jedoch niemals beobachten, dass sensible Seitenzweige die Spindelhöhle verlassen, um an benachbarten Muskelfasern zu endigen. Alles, was von sensiblen Fasern in die Spindelhöhle eindringt, endet auch innerhalb derselben. Es besteht also in dieser Beziehung ein bemerkenswerter Gegensatz zwischen sensiblen und motorischen Fasern. Es kann demnach sehr wohl der gleiche Reiz eine Spindelmuskelfaser und eine gewöhnliche Augenmuskelfaser zur Kontraktion veranlassen, aber die durch die Kontraktion dieser beiden Muskelfasern hervorgerufenen Reize werden isoliert wieder zum Zentralorgan geleitet.

Es sei zum Schluss noch einmal hervorgehoben, dass sensibler und motorischer Endapparat immer räumlich getrennt voneinander sind und Verbindungen irgend welcher Art zwischen beiden nicht bestehen. Ein ganz ähnliches Verhalten zeigen ja auch die gewöhnlichen Augenmuskelfasern. Bei ihnen finden sich die motorischen Endplatten nur in einer ganz bestimmten Zone, sensible Endigungen dagegen trifft man in der ganzen Länge der

Muskelfaser in verschiedener Ausbildung. Nur die Gegend der Endplatten ist frei von ihnen.

Bevor wir nun den feineren Bau des Spindelinhalts verlassen, müssen wir uns noch zur Besprechung des bindegewebigen Gerüstes innerhalb der Spindelhöhle wenden. Dasselbe setzt sich zusammen aus zwei Komponenten, einmal einer Muskel- und Nervenfasern eng umgebenden Scheide und zweitens einem das ganze Spindelinnere durchziehenden Netzwerke.

Diese zweite Scheide, die ich im Gegensatz zur äusseren Scheide als innere Spindelscheide bezeichnen will, ist keine vollständige, d. h. sie bekleidet nicht die Muskelfasern von Pol zu Pol, sondern findet sich nur an den Stellen, wo die früher erwähnten Bläschen in den Muskelfasern auftreten (Fig. 6 und 7). Sie besteht ebenso wie die äussere Scheide aus Zellen, d. h. Fibroblasten und Fasern, nur treten die letzteren gegenüber den ersteren stark in den Hintergrund. Man erkennt von ihnen sowohl kollagene als auch elastische Fasern, die im wesentlichen in der Längsrichtung verlaufen, jedoch gar nicht selten auch deutlichen spiraligen Verlauf zeigen.

Die Fibroblasten der inneren Scheide sind reich verästelte Zellen, welche ihre Ausläufer überall durch die Spindelhöhle hindurchschicken, und zwar so, dass sie mit dem inneren Fibroblastenbelag der äusseren Scheide verschmelzen. Diese Ausläufer sind der Hauptsache nach nicht faden-, sondern flügelförmig, so dass sie in ihrer Gesamtheit ein die Spindelhöhle durchziehendes Septensystem bilden. Dasselbe tritt an Querschnitten meist ganz gut in die Erscheinung, an Längsschnitten dagegen kommt es bei den gewöhnlichen Färbungen viel schwieriger zum Vorschein; besonders an Schnitten von eingebettetem Material ist meist gar nichts davon zu sehen. Mit geradezu wunderbarer Deutlichkeit dagegen repräsentiert es sich an Gefrierschnitten von Formalinmaterial, die in Biondilösung oder mit Kresylviolett gefärbt wurden (Fig. 4). Hier zeigt die Gefrierschnittmethode so recht ihre grosse Überlegenheit über die Einbettungsschnittmethode. Kollagene Fasern finden sich innerhalb dieser Septen nicht.

Dieses Septensystem durchzieht und umschliesst nur die eigentliche Spindelhöhle, welche angefüllt ist mit der Spindelflüssigkeit Über die Natur dieser letzteren vermag ich nur so viel auszusagen, dass es sich anscheinend um eine eiweissreiche

Flüssigkeit handelt, denn bei den mit unseren gewöhnlichen Fixationsmitteln behandelten und eingebetteten Präparaten zeigen dann die aufgeklebten Schnitte in den Hohlräumen an sehr vielen Stellen einen körnigen Niederschlag, die aus der Flüssigkeit ausgefällten Eiweisskörper.

IV. Die Bedeutung der Muskelspindeln.

Es sei mir nun gestattet, aus den hier mitgeteilten und im Vergleich mit den in der Literatur niedergelegten Resultaten in Kürze auf die Bedeutung dieser interessanten Gebilde einzugehen. Im wesentlichen handelt es sich um zwei Theorien, nach der einen sind die Muskelspindeln Organe der Muskelvermehrung, nach der anderen perzeptorische Apparate, die einem besonderen Sinne, dem Muskelsinne, dienen. Dazu käme noch als dritte Hypothese diejenige, welche in den Muskelspindeln pathologisch veränderte Muskelfasern zu sehen vermeint.

Zahlreich sind die Vertreter der ersten Hypothese. Kühne, der Entdecker der Muskelspindeln, wäre hierher zu rechnen; wenn er auch niemals mit voller Bestimmtheit diesen Standpunkt vertreten hat, so scheint ihm doch diese Hypothese am plausibelsten zu sein. Am klarsten äussert er sich darüber noch in seiner Abhandlung „Über die Endigung der Nerven in den Muskeln“: „Ich kann nicht sagen, welches die Bedeutung dieser merkwürdigen Nervenendigung sei, zweifle aber nicht, dass sie charakteristisch ist für einen Zustand des noch nicht vollendeten Wachstums der Muskelfasern, da sie nur an den schmäleren Fasern vorkommt, die sich gleichzeitig durch eine sehr breite Querstreifung auszeichnen“. Ähnlich äussert er sich in einer anderen Arbeit, und zwar dahin, „dass die Kenntnis der Muskelspindeln von Wichtigkeit ist für eine Einsicht in die Vorgänge der Entwicklung, der Neubildung und des Wachstums der Muskeln mit ihren Nerven, wird keinem Zweifel mehr unterliegen“.

Kühne steht dabei augenscheinlich unter dem Eindruck der Arbeiten von Weismann (2), der kurze Zeit vor der Kühneschen Arbeit seine Beobachtungen über die Entwicklung von Muskelfasern veröffentlicht hatte. Er fand bei jungen und auch erwachsenen Fröschen zwischen den Muskelfasern von normalem Kaliber dünne Fasern, zu Bündelchen vereinigt, die

sich auszeichneten durch zentrale Lagerung ihrer Kerne. Die Fasern wiesen zahlreiche Verästelungen und Spaltungen auf. Weismann hielt diese Fasern für junge Muskelfasern, die sich durch Spaltung vermehren, um später zu ihrer normalen Dicke auszuwachsen.

Die Weismannsche Arbeit erregte bei ihrem Erscheinen ein gewiss berechtigtes Aufsehen und wenn auch verschiedene Autoren wie Aeby (3), Born (9) und Waldeyer (7) zur Vorsicht mahnten und die Spaltungen der Fasern für Kunstprodukte, hervorgerufen durch die Verwendung der konzentrierten Kalilauge, erklärten, so dienten doch die inzwischen erschienenen Untersuchungen von Kühne nur zur Festigung der Weismannschen Anschauungen, indem Weismannsche Bündel und Kühnesche Muskelspindeln für dieselben Gebilde erklärt wurden.

Vor allem war es Kölliker, der energisch für diese Anschauung eintrat und die beiden Gebilde unter dem Namen „Muskelknospen" zusammenfasste. Noch in der im Jahre 1889 erschienenen 6. Auflage seiner Gewebelehre vertritt er diesen Standpunkt: „Alles zusammengehalten, ist nicht zu bezweifeln, dass auch bei Säugern und beim Menschen die Muskelknospen nichts als in der Längsteilung begriffene Muskelfasern sind, wenn wir auch noch weit davon entfernt sind, diesen Vorgang ganz zu übersehen. Das Vorkommen bald nur eines, bald mehrfacher Nerven an den Muskelknospen erkläre ich vorläufig so, dass ich annehme, dass oft nur eine Muskelfaser für sich allein, oft zwei, drei und mehr der Länge nach hintereinander gereihte zusammen in die Längsteilung eintreten, was leicht bei Muskeln vorkommen könnte, deren Fasern kürzer sind, als die Gesamtlänge der Muskeln". Derselben Anschauung haben sich später angeschlossen Felix (28), Bremer (18), v. Franqué (31), Trinchese (21) und Thanhoffer (38), ohne wesentlich neue Gesichtspunkte beizubringen.

Wenden wir uns zur kritischen Besprechung dieser, sagen wir Wachstumstheorie, so müsste logischerweise doch wohl zunächst der Nachweis geführt werden, dass zur Zeit des intensivsten Muskelwachstums auch die Zahl der Spindeln am grössten sei; für unser Objekt ist das in keiner Weise der Fall. Junge Tiere zeigen die Spindeln in keiner stärkeren Ausbildung als erwachsene. Man kann die Spindeln schon bei älteren Schafsföten

leicht und deutlich erkennen, doch ist unschwer zu konstatieren, dass sie sowohl an Zahl, als an Ausdehnung wesentlich hinter denen des Erwachsenen zurückstehen.

Man könnte dagegen einwerfen, dass die Muskelspindeln nur zum Ersatz der durch die Muskeltätigkeit verbrauchten Muskelfasern im postembryonalen Leben dienen. Doch es lässt sich für diese Anschauung absolut kein stichhaltiger Grund geltend machen. Dafür spricht nichts, dagegen eigentlich alles. So die starke bindegewebige Kapsel, die das Organ umhüllt und die es ganz ausgeschlossen erscheinen lässt, dass aus ihr die neugebildeten Muskelfasern frei werden sollen. Ferner spricht dagegen die netzförmige Verbindung der Muskelfasern innerhalb der Spindelhöhle. Eine gewichtiges Argument gegen die Theorie ist dann die Art und der Reichtum der Nervenversorgung der Muskelspindel, die sich von der der gewöhnlichen Muskelfasern in ganz typischer Weise unterscheidet. Weshalb sollten wohl junge, in Entwicklung begriffene Muskelfasern, so ausserordentlich viel reicher mit Nervenendigungen versorgt sein, wie ausgewachsene Muskelfasern auf der Höhe ihrer Funktionstätigkeit?

Den Todesstoss versetzt dieser Hypothese aber die Tatsache, dass man gerade an unserem Objekt, den Augenmuskeln, die Vermehrung der Muskelfasern sehr leicht beobachten kann.

Sowohl an vital mit Methylenblau injizierten, wie an den nach der Sihlerschen Methode macerierten Muskeln beobachtet man sehr häufig exquisit feine Fasern zwischen den normal dicken. Diese Fasern besitzen immer grosse, chromatinreiche Kerne und eine sehr stark ausgeprägte Querstreifung, die viel gröber ist als bei den gewöhnlichen Fasern. Ihr Querdurchmesser schwankt zwischen 2,6 und 5 μ. Ihr Länge ist verschieden, die kürzeste maß 250 μ. Das eine Ende ist frei und stumpfspitzig, mit dem anderen Ende hängt die Faser immer mit einer gewöhnlichen Muskelfaser zusammen. Die Zahl der Kerne schwankt je nach der Länge. Sie liegen in Abständen von 70—125 μ und sind oft so breit, dass sie den Kontur der Fasern nach aussen vorbauchen.

Diese dünnen Fasern zweigen sich, wie gesagt, immer von den gewöhnlichen Muskelfasern ab und zwar finden sich, wie auch Fig. 13 zeigt, an der Abzweigungsstelle immer in der dicken Faser ein oder mehrere Kerne.

An den Methylenblaupräparaten fallen diese Fasern immer dadurch auf, dass sie sich beträchtlich stärker mit dem Farbstoff imbibieren, als die gewöhnlichen Muskelfasern, was man wohl nicht ohne Grund als ein Zeichen von gesteigerter Lebensenergie aufzufassen berechtigt ist, ganz ähnlich, wie sich jede Muskelfaser an den Stellen der Kontraktionsknoten immer beträchtlich stärker färbt, als in ihrem übrigen Verlauf.

Ohne Zweifel handelt es sich dabei um Wachsumsvorgänge, um junge, neugebildete Muskelfasern, und es fragt sich nur: spaltet sich die junge Faser von der alten ab, oder wächst sie, wie ein Spross, vor? Für mich hat die letztere Annahme ungleich grössere Berechtigung als die erstere. Dafür spricht vor allem das verschiedene Aussehen der beiden Fasern. Der Spross zeigt eine geringe, noch nicht vollendete Differenzierung seines typischen Baues. Dafür spricht auch der Reichtum an Kernen, vor allem an der Abzweigungsstelle, die ohne Zweifel von hier aus in die neugebildete Faser vordringen.

Ich glaube, aus allen diesen Momenten geht unzweifelhaft hervor, dass die Köllikersche Wachstumstheorie nicht zu Recht besteht.

Das gleiche dürfte wohl nach dem vorangegangenen von der dritten der erwähnten Theorien anzunehmen sein, welche die Muskelspindeln für die Produkte degenerativer Prozesse im Muskel ansieht. Diese Anschauung wird vertreten von Eisenlohr (11), Fränkel (12), Millbacher (17), Eichhorst (23) und Santesson (30). Sie haben Muskelspindeln bei den verschiedensten pathologischen Prozessen beobachtet und beschrieben, so bei Phthise, peripherer Neuritis, Typhus etc. Ohne Zweifel sind ihre Beobachtungen insofern richtig, als es sich um unzweifelhafte Muskelspindeln dabei handelte, aber die Spindeln waren gegenüber der Norm keineswegs vermehrt, wenigstens nicht absolut vermehrt. Allerdings schienen in einigen Fällen die Spindeln relativ vermehrt, d. h. in ihrem Verhältnis zu den übrigen Muskelfasern. Das beweist aber doch nur, dass die Muskelspindeln dem pathologischen Prozess gegenüber resistenter waren als die übrige Muskulatur, was bei den Bauverhältnissen dieser Gebilde keineswegs verwunderlich erscheint. Dass die Muskelspindeln in gewissen Muskeln zu den normalen Bestandteilen gehören, dürfte wohl heute keines weiteren Beweises bedürfen.

Der Wachstumstheorie gegenüber hat nun Kerschner im Jahre 1888 die Vermutung aufgestellt, dass die Muskelspindeln Organe eines besonderen Sinnes darstellen, also sensibler Natur sind. Er äussert sich diesbezüglich folgendermassen: „Die vermeintlichen embryonalen Charaktere der Muskelfasern (d. h. der Grössenunterschied, die zentrale Lagerung der Kerne und die Anhäufung von zahlreichen Kernen) sollen vielmehr als morphologischer Ausdruck physiologischer Differenz aufgefasst werden.“ In einer späteren Arbeit hat er sich dann auch über ihre Funktion etwas näher ausgesprochen: „Da nun für die Golgischen Sehnenspindeln der Zusammenhang mit den hinteren Wurzeln experimentell erwiesen ist (Cattaneo), so darf man ein Endorgan, welches mit ihnen eine so grosse Übereinstimmung zeigt, wie die Muskelspindeln, getrost für sensibel erklären.“

Dieser von Kerschner aufgestellten Theorie, die wir in Kürze als Funktionstheorie bezeichnen wollen, hat sich in der Folge der weitaus grösste Teil der mit dieser Frage beschäftigten Autoren angeschlossen, so Ranvier, Mays (20b), Roth, Babinsky (19b), Pilliet, Block und Marinesco, Christomanos und Strössner, von Ebner, Ruffini, Forster, Sherrington, Regaud und Steinitz.

Auch für mich besteht kein Zweifel darüber, dass man in den Muskelspindeln besondere perzeptorische Endorgane sehen muss. Der wichtigste Grund für diese Annahme liegt in der ausserordentlich reichlichen Versorgung dieser Organe mit Nerven und zwar ohne Zweifel mit zweierlei Nerven. Einmal haben wir typische motorische Endplatten in der annähernd gleichen Ausbildung an derselben Stelle wie an den gewöhnlichen Muskelfasern. Dann aber besitzt die Muskelspindel noch einen weit ausgedehnteren nervösen Endapparat, den man nur als sensiblen Apparat betrachten kann. Dafür spricht seine Ähnlichkeit mit den unzweifelhaft sensiblen Endapparaten der Golgischen Sehnenspindeln. Ferner finden wir solche Endapparate von dem prinzipiell vollkommen gleichen Bau, nur nicht von der gleichen Ausdehnung an allen gewöhnlichen Muskelfasern.

Des weiteren spricht für die Funktionstheorie auch der gesamte Bau der Spindel, und der Vergleich mit den sensiblen Nervenendkörperchen, wie wir sie in den Pacinischen und Herbstschen Körperchen vor uns haben, liegt zu nahe, als

dass man an ihm vorbeigehen könnte. Hier und dort haben wir ein von bindegewebigen Hüllen umschlossenes und einen flüssigen Inhalt umschliessendes Gebilde. In demselben liegen in dem einen Falle nervöse Elemente, die mit spezifischen Sinneszellen in Kontakt treten, im anderen Falle treten die ersteren mit Muskelfasern in Verbindung und es lässt sich ein gewisser Parallelismus zwischen Sinneszellen und Muskelfasern hier nicht von der Hand weisen.

Es ist schliesslich auch gar nicht einzusehen, was die reiche Nervenversorgung der Muskelspindel anderes bedeuten sollte, als dieselben für besondere nervöse und zwar reizaufnehmende Funktion tauglich zu machen.

Wenn also im allgemeinen an der nervösen Funktion der Muskelspindeln für uns kein Zweifel bestehen kann, so macht doch die Beantwortung der Frage nach der Spezialisierung dieser Funktion erhebliche Schwierigkeiten.

Was von früheren Autoren in dieser Beziehung beigebracht wurde, ist nur sehr wenig erheblich. Sherrington hat die Ansicht geäussert, dass die Spindelnerven erregt würden durch die Kontraktionen der die Spindel umgebenden Muskelfasern. Der dadurch gesetzte Druck sollte zunächst auf die Spindelscheide einwirken, sich dann durch die Spindelflüssigkeit auf die Spindelnervenendapparate fortpflanzen. In ähnlichem Sinne haben sich Forster und Langhans geäussert.

Cipollone und Baum dagegen nehmen einen anderen Standpunkt ein. Für sie ist die Spindelkapsel ein Schutzapparat, der den sensiblen Endapparat der Muskelspindel gerade gegen den Druck der umgebenden Muskelfasern schützen soll und die Erregung jenes Endapparates erfolgt durch die Spindelmuskeln selbst.

Regaud äussert sich in seiner zusammenfassenden Abhandlung folgendermassen: „Le courant nerveux moteur se partage au niveau du point de raccordement de chaque collaterale fusale en un courant principal, qui se rend aux fibres musculaires communes et un courant derivé, de faible intensité, qui reste proportionel dans toutes les variations produites par la volonté. Le fuseau neuromusculaire nous apparait donc comme un appareil enregistreur automatique de la contraction musculaire, un dynamo-

mètre (Ramón y Cajal 1889) ou plus exactement un systolesthesiomètre."

Für Sherringtons Vorstellungen war die von ihm vertretene Anschauung massgebend, dass die Spindelmuskelfasern keine motorischen Endapparate besässen. Das Irrige derselben ist ohne weiteres nachzuweisen und Cipollone hat ebenso gezeigt, dass die Experimente von Sherrington der Beweiskraft ermangelten. Mit der unzweifelhaften Anwesenheit von motorischen Endapparaten fällt aber auch die Theorie von Sherrington über die Funktion der Muskelspindeln in sich zusammen. Wenn, was unzweifelhaft der Fall ist und wogegen nicht eine einzige Tatsache spricht, die Spindelmuskelfasern sich ebenso kontrahieren, wie alle übrigen Muskelfasern, so wird der dadurch gesetzte Reiz natürlich zunächst den sensiblen Endapparat der Spindel treffen und es kann die Spindelscheide einzig allein die Bestimmung haben, jenen Endapparat vor der Einwirkung störender fremder Reize zu schützen.

Gegen die Auffassung der Kapsel als Schutzapparat spricht nichts, für sie alles. Die Kapsel ist ausserordentlich straff und besitzt um gespannt gehalten zu werden elastische Elemente in grosser Zahl. Vor allem aber spricht für diese Anschauung das Vorhandensein einer zweiten inneren Kapsel, die sich nur an denjenigen Stellen entwickelt, wo der sensible Endapparat sich an den Spindelfasern entfaltet.

Wie soll man sich nun die Funktion der Muskelspindel vorstellen? Die von den motorischen Nerven dem Muskel zugeführten Impulse werden gleichmässig sowohl den gewöhnlichen Muskelfasern, als auch den Spindelmuskelfasern übermittelt. Bei den gewöhnlichen Muskelfasern sorgen nun die ja überall an ihnen in mehr oder minder reichlicher Weise entwickelten sensiblen Endorgane dafür, dass das Zentralorgan von der erfolgten Kontraktion Nachricht erhält.

Ganz ähnlich, nur mehr spezialisiert liegt der Fall bei den Spindelmuskelfasern. Einmal sind sie nicht unverzweigt, sondern bilden, wie wir gesehen haben, Muskelnetze. Die Bedeutung der letzteren dürfte wohl einmal liegen in einer Oberflächenvergrösserung, die erst die allseitige und innige Verbindung eines so ausgedehnten sensiblen Endapparates mit Muskelsubstanz gestattet. Dann dürfte aber auch diese Verbindung die Ausbreitung des

Reizes erleichtern, so dass der Ablauf der Kontraktionswellen ein gleichmässigerer wird, als wenn es sich um getrennte Fasern handelte. Das bedingt natürlich wiederum auch eine gleichmässigere Reizung der sensiblen Endapparate.

Die Aufnahme des durch die Kontraktion des Muskelnetzes gesetzten Reizes erfolgt durch den sensiblen Endapparat. Seine ungemein reiche Entfaltung wird es mit sich bringen, dass selbst die geringsten Kontraktionen noch zur Perzeption gelangen. Als wichtiges Hilfsorgan bei diesem Vorgang fasse ich ausserdem den Bläschenapparat auf. Wie früher auseinandergesetzt wurde, nehme ich an, dass diese durch Umwandlung aus Muskelfaserkernen hervorgegangenen Gebilde mehr indifferenter Natur sind. Sie sind in dem hohlen, nur von einer minimalen Menge kontraktiler Substanz und Sarcolemm gebildeten Muskelschlauch gegeneinander verschieblich angeordnet. Zieht sich das Muskelfasernetz zusammen, so wird eine Verschiebung der Bläschen resultieren. Man könnte sehr wohl daran denken, dass sich die Bläschen ähnlich wie kleine elastische Gummibälle verhalten und durch die Kontraktion zunächst zusammengepresst werden, um dann kraft ihrer Elastizität sich wieder auszudehnen. Auf jeden Fall wird die Anwesenheit der Bläschen, sei es nun infolge ihrer Verschiebung, sei es durch den elastischen Rückstoss durch die dünne Wand hindurch, eine intensivere Reizung des sensiblen Endapparates bewirken. Das ist unserer Ansicht nach die einzige Möglichkeit, die Anwesenheit dieser eigenartigen Gebilde in befriedigender Weise zu erklären.

Mit dieser Vorstellung lässt sich auch die Lage der Spindeln in unserem speziellen Falle recht wohl erklären. Anerkanntermaßen besitzen die Augenmuskeln durchgehende Fasern, d. h. die letzteren ziehen ununterbrochen vom Muskelursprung bis zum Sehnenende. Die Form der Augenmuskeln, wenigstens die der geraden, bringt es nun mit sich, dass die äusseren Fasern länger sein müssen als die inneren, d. h. dem N. opticus resp. dem Bulbus näher gelegenen. Bei der Kontraktion werden sich die ersteren stärker verkürzen müssen als die letzteren. Wenn also unsere perzeptorischen Organe in den Verlauf der ersteren eingeschaltet erscheinen, so kann man darin nur eine höchst zweckmässige Anordnung erblicken, denn die stärkere Kontraktion wird auch eine stärkere Reizung mit sich bringen. Unterstützt

wird diese meine Anschauung noch durch die Tatsache, dass die Spindeln in den drehrunden Augenmuskeln, wie vor allem in dem M. obliquus superior in der ganzen Peripherie zerstreut liegen.

Zum Schlusse meiner Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Hertwig für die Aufnahme in seinem Institut und für das Interesse, das er an meinen Untersuchungen genommen, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

1. Rollet: Über freie Enden quergestreifter Muskelfäden im Innern der Muskeln. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Bd. 21, 1856, S. 176.
2. Weismann: Über das Wachsen quergestreifter Muskeln nach Beobachtungen am Frosch. Zeitschr. für rationelle Medicin, 1861, Bd. X, S. 263.
3. Aeby: Zeitschrift für rationelle Medicin, 1862, Bd. XIV, S. 182.
4. Kölliker: a) Untersuchungen über die letzten Endigungen der Nerven. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XII, S. 149, 1862; b) Handbuch der Gewebelehre des Menschen, Bd. 1, 6. Aufl., 1889.
5. Kühne: a) Über die Endigung der Nerven in den Muskeln. Virchows Archiv 1863, Bd. 27, S. 508, 1863, *Bd. 28, S. 528; b) Über die Endigungen der Nerven in den Nervenhügeln der Muskeln. Virchows Archiv, Bd. 30, 1864, S. 205.
6. Peremeschko: Die Entwicklung der quergestreiften Muskelfasern aus Muskelkernen. Virchows Archiv 1863, Bd. 27, S. 116.
7. Waldeyer: a) Med. Centralblatt, 1865, No. 7; b) Virchows Archiv, Bd. 34, S. 473.
8. Sachs: Physiologische und anatomische Untersuchungen über die sensiblen Nerven der Muskeln. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin (Reichert, du Bois-Reymond, 1874).
9. Born: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der quergestreiften willkürlichen Muskeln. Inaugural-Dissertation, Berlin 1873.
10. Riedel: Untersuchungen aus dem anatomischen Institut Rostock 1874.

Anhangsweise möchte ich noch hinzufügen, dass ich, während der Untersuchungen der Augenmuskeln, eingehend den M. tensor tympani des Ohres des Schafes untersucht habe und das Resultat war, dass ich auch bei ihm nur eine Muskelspindel gefunden habe.

11. Eisenlohr: Mitteilungen über den anatomischen Befund bei spinaler Kinderlähmung. Tageblatt der 19. Naturforscherversammlung, Hamburg 1876. S. 146.
12. Fränkel: Über Veränderungen quergestreifter Muskeln bei Phthisikern. Virchows Archiv, Bd. 73, 1878, S. 380.
13. Kraske: Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration. Halle 1878.
14. Ranvier: Leçons sur le système nerveux, 1878, p. 313
15. Tschiriew: Arch. d. phys. VI, 1879.
16. Golgi: Annotationi interno all'istologia normale e pathologica dei muscoli voluntari. Archivio per le science mediche, Vol. V, 1882, p. 196.
17. Millbacher: Beitrag zur Pathologie des quergestreiften Muskels. Deutsches Archiv für klinische Medicin, Bd. 30, 1883, S. 304.
18. Bremer: Über die Muskelspindeln nebst Bemerkungen über Struktur. Neubildung und Innervation der quergestreiften Muskelfasern. Arch. mikr. Anat., Bd. 22, 1883, S. 318.
19. Babinski: a) Sur un cas de myélite chronique diffuse. Revue de Médecin 1884, S. 246; b) Sur la présence dans les muscles striés de l'homme d'un système spécial constitué, par des groupes de petites fibres musculaires entourées d'une gaine lamelleuse. Comptes rendus de la Société de Biologie, 1886, S. 629; c) Faisceaux neuromusculaires. Archives de Médecin experimentale et d'Anatomie pathologique. Vol. I, 1886, p. 416.
20. Mays: a) Histologische Untersuchungen über die Verbreitung der Nerven in den Muskeln. Zeit. für Biol., Bd. 20, 1884, S. 449; b) Über die Entwicklung der motorischen Nervenendigung. Zeit. für Biol, Bd. 29, 1892, S. 41.
21. Trinchese: a) Atti d. Accd. d. Lincei I, 1885; b) Arch. ital. de biol. 1886; c) Contribution à la connaissance des faisceaux musculaires. Arch. ital. de biol., Vol. XIV, 1891, S. 221.
22. Cattaneo: a) Degli Org. nerv. term. musctendinei, 1887; b) Organes nerveux terminaux musculo-tendineux, leur condition normale et leur manière de se comporter après la section des racines nerveuses et des nerfs spinaux. Arch. ital. biol., Vol. X, 1888, S. 337.
23. Eichhorst: Neuritis fascians. Virchows Archiv. 1888, Bd. 112, S. 237.
24. Roth: Über neuro-musculäre Stämmchen in den willkürlichen Muskeln. Centralblatt f. die med. Wissenschaft. 1887, Nr. 8, S. 129.
25. Westphal: Zwei Schwestern mit Pseudohypertrophie der Muskeln. Charité-Annalen, 1887, S. 458.
26. Kerschner: a) Bemerkungen über ein besonderes Nervensystem im willkürlichen Muskel. Anat. Anz. 1888, S. 126; b) Beitrag zur Kenntnis der sensiblen Endorgane. Anat. Anz. 1888, S. 288; c) Über die Fortschritte in der Erkenntnis der Muskelspindeln. Anat. Anz. 1893, S. 449.
27. v. Ebner: Verhandlungen der anat. Ges. a. d. VI. Versammlung in Wien 1892, S. 85.

28. Felix: a) Teilungserscheinungen an quergestreiften Muskeln der menschlichen Embryone. Anat. Anz. 1888, Bd. 3, S. 719; b) Über Wachstum der quergestreiften Muskulatur nach Beobachtungen am Menschen. Zeitschr. wiss. Zool., Leipzig 1889, Bd. 48, S. 224.

29. Siemerling: Kurze Bemerkung zu der von Eichhorst sogenannten Neuritis fascians. Arch. f. Psychiatrie 1888, Bd. 19, S. 824; b) Ein Fall von gummöser Erkrankung der Hirnbasis mit Beteiligung des Chiasma nervorum opticorum. Arch. f. Psychiatrie 1888, Bd. 19, S. 423; c) Ein Fall von Alkoholneuritis mit hervorragender Beteiligung des Muskelapparates nebst Bemerkungen über das Vorkommen neuromuskulärer Stämmchen in der Muskulatur. Charité-Annalen, 1889, Bd. 14, S. 443.

30. Santesson: Einige Worte über Neubildung von Muskelfasern und die sogenannten Muskelspindeln. Verhandl. des biol. Vereins in Stockholm, 1890, Bd. 3, Abt 3, S. 26; Jahresberichte der Anatomie und Physiologie 1890, Bd. 19, S. 121.

31. v. Franqué: Beitrag zur Kenntnis der Muskelknospen. Verhandl. der physikal-medizin. Gesellsch. zu Würzburg 1890, Bd. 24.

32. Blocq und Marinesco: Sur la morphologie des faisceaux neuro-musculaires, Societé de biol. 1890, No. 23, S. 398.

33. Pilliet: a) Gaines concentriques autour de corps neuro-musculaires. Bull. Soc. anat. Par. 1890, S. 275; b) Note sur de corps neuro-musculaires à enveloppe semblable à celle des corpuscules de Pacini. C. R. Soc. Biol. 1890, No. 20, S. 313.

34. Dogiel: a) Methylenblautinction der motorischen Nervenendigungen in den Muskeln der Amphibien und Reptilien. Arch. mikr. Anat. 1890, Bd. 35, S. 305; b) Die Nervenendigungen im Bauchfell, Sehnen, Muskelspindeln und dem Centrum tendineum des Menschen und der Säugetiere. Arch. mikr. Anat., Bd. LIX, 1902, S. 1—28; c) Die Endigungen der sensiblen Nerven in den Augenmuskeln und deren Sehnen beim Menschen und den Säugetieren. Arch. mikr. Anat., Bd. 68, 1906, S. 501—526.

35. Ciaccio: Intorno alle piastre nervose finali nei tendini dei vertebrati 1890.

36. Onanoff: Sur la nature des faisceaux neuro-musculaires. C. R. soc. biol. 1890, S. 432.

37. Christomanos und Strössner: Beitrag zur Kenntnis der Muskelspindeln. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, Bd. 100, 1891, Abt. 3, S. 417.

38. v. Thanhoffer: Über die Nervenendigung der quergestreiften Muskelfasern und über Re- und Degeneration derselben im lebenden Körper. Anat. Anz. 1892, Bd. 7, Nr. 19—20, S. 635.

39. Ruffini: a) Sur la terminaison nerveuse dans les faisceaux musculaires et sur leur signification physiologique. Arch. ital. de biol., Vol. 18, 1893, S. 106; b) Considerazioni critiche sui recenti studi dell' apparato nervoso nei fusi muscolari. Anat. Anz. 1894, Bd. 9, S. 80; c) Observations of sensory nerve-endings in voluntary muscles. Brain, Vol. 20, 1897, S. 368; d) On the minute anatomy of the neuro-muscular spindles of the cat and on their physiological significance. Journal of Physiology, 1898, Vol. 23, No. 3.

40. Volkmann: Regeneration quergestreifter Muskelgewebe beim Menschen und Säugetiere. Beitr. pathol. Anat. 1893, Bd. 12, S. 320.

41. Forster, L.: Zur Kenntnis der Muskelspindeln. Virchows Arch. 1894, Bd. 137, S. 121.

42. Sherrington: a) On the anatomical constitution of nerves of skeletal muscles. Journ. of Phys. 1895, Vol. 17, S. 237; b) Further note on the sensory nerves of muscles. Proceedings Royal Society 1897, 8. April.

43. Sihler: a) Über eine leichte und sichere Methode, die Nervenendigung an Muskelfasern und Gefässen nachzuweisen. Arch. Anat. u. Phys., physiol. Abtheil. 1895, S. 202; b) Über Muskelspindeln und intramusculäre Nervenendigungen bei Schlangen und Fröschen. Arch. mikr. Anat. 1895, Bd. 46, S. 709.

44. Gudden: Klinische und anatomische Beiträge zur Kenntnis der multiplen Alkoholneuritis nebst Bemerkungen über die Regenerationsvorgänge im peripheren Nervensytem. Archiv f. Psychiatrie und Nervenkrankheiten 1896, Bd. 28, S. 643.

45. Weiss and Dutil: Recherches sur le faisceau neuro-musculaire. Archives de Physiologie (Bouchard) 1896, vol. 8, p. 368.

46. Batten: The Muscle-spindle under pathological conditions, Brain, 1897, vol. 20, S. 138; b) Experimental observations on early degenerative changes in the sensory endorgans of muscles. Brain 1898, vol. 21, S. 388.

47. Grünbaum: Note on Muscle-Spindles in pseudohypertrophie paralysis. Brain, vol. 20, 1897, S. 364.

48. Horsley: Short note on sense-organs in muscle and on the preservation of muscle-spindles in conditions of extreme muscular atrophy, following section of the motor nervs. Brain, 1897, vol. 20, S. 375.

49. Spiller: The neuro-muscular bundles (Muskelknospen, Muskelspindeln). The Journal of nervous and mental diseases. 1897, vol. 24, S. 626.

50. Langhans: Anatomische Beiträge zur Kenntnis der Cretinen (Knochen, Geschlechtsdrüsen, Muskeln und Muskelspindeln) nebst Bemerkungen über die physiologische Bedeutung der letzteren. Virchows Archiv, 1897, Bd. 149, S. 178.

51. Morpurgo: Über Activitätshypertrophie der willkürlichen Muskeln. Virchows Archiv, 1897, Bd. 150, S. 551.

52. Huber and de Witt: A contribution on the motor nerve-endings and on the nerve-endings in the muscle spindles. Journal of compar. Neur., 1898, vol. 7, No. 3, 4.

53. Laslett and Warrington: The morbid anatomy of a case of lead paralysis. Condition of the nerves, muscles, muscle-spindles and spinal cord. Brain 1898, vol. 21, S. 226.

54. Cipollone: Nuovo ricerche sul fuso neuro-muscolare. 1898. Ricerche n. labor. di anatomia normale della università di Roma, 1898, vol. 6, S. 157.

55. Baum: Beiträge zur Kenntnis der Muskelspindeln. Anat. Hefte 1899, 1. Abt., Heft 42.

56. Pick, Friedel: a) Zur Kenntnis der progressiven Muskelatrophie. Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilkunde, 1900, Bd. 17, S. 1; b) die Muskelspindeln und ihre Funktion. Zentralblatt f. allgemeine Pathol. und pathol. Anat., 1900, Bd. XI, S. 268.
57. Ruffini, A., e Apáthy, S.: Sulle fibrille nervose ultraterminale nelle piastre motrici dell uomo. Rivista di Pathologia nervosa e mentale, 1900.
58. Crevatin: Über Muskelspindeln von Säugetieren. Anat. Anz., 1901, Bd. 19, S. 173.
59. Perroncito, A.: Sulle terminazioni dei nervi nelle fibre muscolari striate. Bullet. d. Soc. medico-chirurgica di Paria, Seduta 1° Febbraio 1901.
60. Ceccherelli, G.: Sulle piastre motrici e sulle fibrille ultraterminali nei muscoli della lingua di Rana esculenta. Archivio italiano di anatomía e di Embriologia, 1903, Vol. II, p. 80—86. Firenze.
61. Regaud et Favre: a) Les terminaisons nerveuses et les organes nerveuses sensitifs de l'appareil locomoteur. Revue générale d'Histologie. Tom. I, Fasc. I, 1904; b) Recherches sur les fuseaux neuromusculaires des ophidiens. Bibliographie Anatomique, 1905, S. 298.
62. Steinitz, W.: Beiträge zur Kenntnis der Nervenendigungen in den quergestreiften Muskeln der Säugetiere. Inaug.-Dissertat., Rostock, 1905.
63. Boeke, J.: Die Innervierung der Muskelsegmente des Amphioxus (Branchiostoma lanceolatum), nebst einigen Bemerkungen über die Endigungsweise der motorischen Nerven bei den Vertebraten. Anat. Anz., 1908, Bd. 33, S. 273—290.
64. Gregor, A.: Über die Verteilung der Muskelspindeln in der Muskulatur des menschlichen Fötus. Arch. f. Anat. und Entwickl., Anat. Abt., 1904, S. 112—191.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XXVIII u. XXIX.

Fig. 1. Längsschnitt durch den M. rectus oculi superior des Schafes. Formalin, Gefrierschnitt, Orcein-Resorcinfuchsin. a' = Längsgetroffene Muskelspindel; b = spiralig verlaufende elastische Fasern; c = Spindelmuskelfasern.

Fig. 2. Längsschnitt durch den M. rectus oculi superior des Schafes. Formalin, Gefrierschnitt, Orcein-Resorcinfuchsin. a = Längsgetroffene Muskelspindel; b = längsverlaufende elastische Fasern der Spindelscheide; c = Spindelmuskelfasern.

Fig. 3. Sie zeigt eine nach der Sihlerschen Methode isolierte Muskelspindel, an der man sieht, dass am einen Pole sechs Spindelmuskelfasern eintreten, während am anderen sieben austreten. a = Spindel; b = Spindelscheide; c = deren Endothelzellen; d = Spindelmuskelfasern.

Fig. 4. Längsschnitt durch den M. rectus oculi lateralis des Schafes. Formalin, Gefrierschnitt, Kresylviolett. a = Längsgetroffene Muskelspindel; b = äussere Spindelscheide; c = innere Spindelscheide; d = netzartig miteinander verbundene Spindelmuskelfasern; e = Bläschenapparat; f = Protoplasmanetzwerk der Spindelhöhle.

Fig. 5. Längsschnitt durch den M. obliquus oculi superior des Schafes. Formalin, Gefrierschnitt, Hämalaun. Das Präparat zeigt deutlich die netzförmige Verbindung der Spindelmuskelfasern.

Fig. 6. Querschnitt einer Muskelspindel aus der Mitte des M. rectus oculi lateralis des Schafes. Frischer Gefrierschnitt, Hämalaun. a = äussere Spindelscheide; b = innere Spindelscheide; c = Spindelflüssigkeit; d = Protoplasmanetzwerk der Spindelhöhle; e = Spindelmuskelfasern, deren Kerne im Zentrum liegen; f = Nervenbündel, die die Scheide durchsetzen.

Fig. 7. Querschnitt einer Muskelspindel aus demselben Muskel. Frischer Gefrierschnitt, Hämalaun. a = äussere Scheide; b = innere Scheide; c = Spindelhöhle mit d = Protoplasmanetzwerk; e = sarkoplasmareiche, f = sarkoplasmaarme Spindelmuskelfasern; g = Bläschenapparat; h = Nervenfasern.

Fig. 8. Muskelspindel aus dem M. rectus oculi medialis des Schafes. Methylenblaufärbung. Hier sieht man an beiden Polen der Spindel die motorischen Endplatten und dazwischen die sehr komplizierte sensible Nervenendigung.

Fig. 9. Muskelspindel aus dem M. rectus oculi lateralis des Schafes. Vitale Methylenblaufärbung. Hier sieht man an dem einen Pol der Spindel den Eintritt eines Nervenstämmchens und am anderen Pol die motorische Arborisation. Die motorische Faser gibt zwei Zweige ab, welche die Spindel verlassen und an benachbarten Muskelfasern enden.

Fig. 10. Aus dem M. rectus oculi medialis des Schafes. Methylenblaufärbung. Das Präparat zeigt am Pole der Spindel die typischen motorischen Endplatten und die ultraterminalen Nervenfasern (a), die an benachbarten Muskelfasern schlingenförmig endigen.

Fig. 11. Sensible Endigung in einer gewöhnlichen Muskelfaser des M. rectus oculi superior des Schafes. Vitale Methylenblaufärbung.

Fig. 12. Muskelspindel aus dem M. rectus oculi inferior des Schafes. Vitale Methylenblaufärbung. a = Muskelspindel; b' = Spindelmuskelfasern; c = zwei Kerne und der Anfang der feinen Muskelfaser (d); e = das zugespitzte freie Ende derselben Faser innerhalb der Spindelhöhle.

Fig. 13. Zwei junge Muskelfasern aus dem M. rectus oculi superior des Schafes. Vitale Methylenblaufärbung. a = gewöhnliche Muskelfaser; b = junge auswachsende Muskelfaser, die an ihrem Ursprung von a einen Haufen von Muskelkernen zeigt; c, d = zwei Schenkel einer gabeligen Muskelfaser. Offenbar stellt der eine Schenkel den in seinem Wachstum vollendeten Spross der Muskelfaser (e) dar.

Aus dem histologischen Institut der Universität in Wien.

Über Fibrillen und Kittsubstanz des Hyalinknorpels.

Von

Dr. **W. Ruppricht**.

Hierzu Tafel XXX.

Bei einer Untersuchung über die Verteilung und Verbreitung der elastischen Fasern im Perichondrium und Knorpel der Trachea von Meerschweinchen hatte ich ein Präparat länger als gewöhnlich — einige Tage — in der Weigertschen[1]) Resorcin-Fuchsinlösung gefärbt. Das Präparat war ein mit Wasser aufgeklebter 5 μ dicker Schnitt der in Paraffin eingebetteten Trachea; er war durch die lang dauernde Färbung überfärbt, die feineren elastischen Fasern aber sehr deutlich an manchen Stellen tingiert, wo sie sonst nicht, oder nicht so deutlich hervortreten. Hierbei war der Knorpel, wie immer, stark überfärbt; aber zugleich zeigten sich in der hyalinen Substanz eine Reihe auffallender Bilder.

Es waren anscheinend teils faserige, teils netz- oder gitterförmige, sowohl in der interterritorialen Substanz, als in den Zellhöfen sichtbare Strukturen, welche bis zu den Knorpelkapseln reichten. Die dorsalen Viertel des Knorpelringes zeigten reichliche, elastische Fasern, wie das schon Livini (99) beschrieben hat; Fasern, die vom Perichondrium her als starke Fäden eindrangen und sich dann vielfach aufteilten, kreuzten und im Gebiet der Zellhöfe zu verflechten schienen.

Allein, wenn sich auch dort die oben erwähnten Bilder fanden, so war doch ihre Hauptmasse im ventralen Teile zu finden, wo elastische Fasern im Innern des Knorpels fehlen. Ein Zusammenhang der fraglichen Strukturen mit den elastischen Fasern war somit auszuschliessen, und es erschien mir daher nötig, dem Wesen derselben durch weitere Untersuchungen nachzugehen.

[1]) Weigert (98) im Zentralbl. f. allg. Pathol. u. path. Anatomie, Bd. X, pag. 290

I.

Die erste wichtigste Frage war nun die, sind diese Bilder wirklich der optische Ausdruck einer histologischen Struktur oder sind es Artefakte?

Das war zunächst schwer festzustellen, um so schwerer, als sich sehr verschiedenartige Bilder zeigten; neben grösseren, ziemlich regelmässigen Gitterstrukturen fanden sich andererseits feinste Netze und anscheinend unregelmässig verlaufende, sich verflechtende Fäserchen. Dies musste auffallen und forderte zu genauerer Untersuchung auf, bei der es sich auch ergab, dass die gröberen Gitterfasern als Kunstprodukte anzusprechen waren. Da sie aber in ihrer Art recht eigentümlich sind, häufiger vorkommen, und ganz besonders, um etwaigen Verwechselungen vorzubeugen, liess ich sie abzeichnen, und es ist ihr Aussehen aus den beiden Fig. 1 und 2 leicht ersichtlich. Es handelt sich hierbei um ein bald weiteres, bald engeres Gitterwerk, das, sehr deutlich ausgeprägt, sich in der interterritorialen Substanz wie in den Zellhöfen findet. Das Gitterwerk ist in dieser Deutlichkeit nur bei starker Vergrösserung (Okular 2, homogene Immersion $^1/_{12}$) sichtbar und es setzt sich bald (Fig. 1) aus vorwiegend grösseren, polygonalen Maschen, bald (Fig. 2) aus kleineren, mehr rundlichen zusammen. Dass dies keine echten Gewebsstrukturen sind, ergibt sich aus ihrer Form, ihrem unregelmässigen Vorkommen und besonders aus ihrem optischen Verhalten: sie sind nur wahrnehmbar bei Einstellung auf die Oberfläche des Schnittes. Diese Gitterwerke genau zu erklären, ist vielleicht viel schwerer, als es den Anschein hat. Ich glaube, es sind dies Läsionseffekte, entstanden durch eine erhöhte Brüchigkeit des fixierten Knorpels; eine Brüchigkeit, die sich auf der freien Oberfläche des aufgeklebten Knorpelschnittes durch feine, sich kreuzende Risse kundgibt, wie sie dem freien Auge an den feinen Rissen einer Kalkwand, oder an der Oberfläche eines rasch austrocknenden Lehmbodens sich darbietet. Dazu kommt die Eigentümlichkeit der Schnittfläche, die selbst durch schärfste Messer niemals mathematisch eben sein wird, sondern minimale Erhöhungen und Vertiefungen — man könnte sagen eine feinkörnige Granulation — aufweist. Durch Zusammenwirken dieser beiden Umstände und bei der niemals ausser acht zu lassenden Schrumpfung des enorm

wasserhaltigen Knorpels durch die Fixierung, besonders aber durch die für Härtung und Einbettung erforderliche vollkommene Wasserentziehung, kommt es meines Erachtens zu einem mechanischen Zurückhalten grösserer Mengen Farbstoffes in Rissen, Rinnen und Vertiefungen, die dann optisch als gross- oder kleinmaschige Gitter erscheinen. Jedenfalls haben diese Läsionseffekte mit echten Strukturen nichts zu tun.

Eine ähnliche Gitterstruktur erhielt Schaffer an Zelloidinschnitten vom Oberschenkelkopf vom Frosch mit Schmorls Thionin-Molybdänphosphorsäuremethode. Mit seiner gütigen Erlaubnis habe ich von einem seiner Präparate bei schwacher Vergrösserung (85) die Fig. 2b anfertigen lassen. Man erkennt hier bei a die äusserst zierlichen Pseudostrukturen, die in Form von Streifen von der Knorpelknochengrenze emporsteigen und sich an der Gelenkfläche gitterartig überkreuzen. Daneben sieht man aber bei b deutlich Messerspuren in gleicher Färbung. Zur Deutung muss man vor allem bedenken, dass Schmorls Färbung eine exquisite Niederschlagsmethode ist. Hieraus erklärt sich leicht die isolierte Färbung der Messerspuren; für die Gitterfigur (a) ist aber wohl die Fixierung mit verantwortlich zu machen und die durch diese hervorgerufene Schrumpfung nicht ohne Einfluss auf diese Pseudostruktur.

Aber auch die feinfaserigen, echten Strukturen, zu deren Besprechung ich mich nunmehr wende, unterzog ich einer genauen Prüfung. Ich brauche kaum zu erwähnen, dass auf grobe Fehler in der Anfertigung des Präparates (ungenügendes Auswaschen der Farbe, mangelhaftes Entwässern, unreine Intermedialflüssigkeiten etc.) sofort gefahndet wurde — sie waren auszuschliessen. Ein Farbniederschlag lag auch nicht vor: nirgends zeigte sich, ausser am Knorpelgewebe, irgend welche auffallende Färbung. Liess ich aber durch langes Verweilen in der Farbflüssigkeit bei offenem Gefäss künstlich einen Farbniederschlag auf einem reinen Objektträger oder auf einer Eiweiss-Glyzerinschicht entstehen, so ergab sich ein ganz anderes Bild: das typische eines feinkörnigen Niederschlages.

Bei der Prüfung auf die Echtheit der durch Färbung sichtbar gemachten Strukturen waren vor allen Dingen drei Fragen zu beantworten:

1. Das Präparat hatte sehr lange in der Farblösung verweilt und diese ist ihrer Zusammensetzung nach durchaus nicht indifferent. Es konnte daher wohl die Farblösung das Gewebe chemisch, wie physikalisch derart verändert haben, dass nunmehr ganz andere Strukturverhältnisse eingetreten waren? Dieser Zweifel konnte leicht gelöst werden; denn auch nach ganz kurz dauernden Färbungen — statt 4 Tagen nur 40 oder 20 Minuten — fanden sich die Strukturen wieder.
2. Möglicherweise waren die gewonnenen Bilder nur Folge einer bestimmten Methode — hier also der Weigertschen Elastinfärbung — und dabei vielleicht bedingt durch den immerhin nicht unbeträchtlichen Gehalt an Liquor ferri sesquichlorati? Wenn auch eine Reihe histologischer Einzelheiten vielfach nur auf Grund einer einzigen Methode beschrieben und auch anerkannt wurden, so hielt ich doch eine Nachprüfung durch eine andere Färbung für unerlässlich, um das erzielte Resultat noch sicherer zu stellen. Auch hier erwies sich die Probe als stichhaltig; es wurde mit Orcein sowohl kurz- als langdauernd gefärbt und es wurden in ähnlicher Weise die Strukturen wiedergefunden.
3. Wenn aber nicht durch die Färbung, so könnte dennoch durch die Fixierung eine von der gewöhnlichen Art abweichende, künstliche Veränderung des Gewebes entstanden sein und dadurch besondere Strukturen vorgetäuscht werden?

   Ich hatte zur Fixierung das Carnoysche Gemisch[1]) verwendet, an sich ein sehr gutes Fixierungsmittel; allein man könnte ihm speziell bei der Bearbeitung des Knorpels seinen Alkoholgehalt vorwerfen! Ich kann mich hier nicht auf die Frage der Alkoholstrukturen einlassen, allein es ist wohl ohne weiteres klar, dass im Carnoyschen Gemisch die Alkoholwirkung ganz erheblich modifiziert bezw. ganz aufgehoben wird. Wenn z. B. Solger (87) der Alkoholwirkung Entstehung von Pseudostrukturen zuschreibt, so handelt es sich bei ihm um die Fixierung

[1]) cf. Böhm & Oppel, Taschenbuch der mikrosk. Technik.

des frischen Knorpels durch Alkohol bezw. Äther allein. Im Carnoyschen Gemisch spielt aber das Chloroform und insbesondere der erhebliche Zusatz von Eisessig (10 ccm Eisessig, 30 ccm Chloroform auf 60 ccm Alkohol) eine wesentliche Rolle bei dem Vorgang der Fixierung. Ich verweise hierfür besonders auf die eingehenden Arbeiten von Tellyesniczky (98) über Fixierungsflüssigkeiten.

Um aber über alle Zweifel klar zu werden, wurde ein Objektstückchen desselben Tieres in Sublimat fixiert und auch hier fanden sich dieselben Strukturen wieder vor.

Nach all diesen Prüfungen hielt ich mich nunmehr für berechtigt, an die Echtheit der Strukturbilder zu glauben und durch weitere Untersuchungen eine Erklärung derselben zu versuchen.

II.

Das Material, das ich benutzte, war Trachealknorpel von Meerschweinchen (erwachsene Tiere): die Gewebsstücke wurden dem frischgetöteten Tiere möglichst rasch entnommen und sofort in die bereit stehenden, auf Körpertemperatur erwärmten Fixierungsflüssigkeiten gebracht. Fixiert wurde, wie oben erwähnt, in der Carnoyschen Flüssigkeit und in Sublimat, genau nach der üblichen Vorschrift (Böhm und Oppel) und ebenso in der üblichen Weise nachgehärtet und in Paraffin eingebettet. Die übrige Darstellung der Technik von der Beschreibung der Strukturen zu trennen, halte ich nicht für zweckmässig, deshalb bringe ich im folgenden beides zusammen.

Bringt man dünne Schnitte (3 μ) zur Kernfärbung in alkoholische Boraxkarminlösung und dann auf 5—10 Minuten in die von Weigert angegebene Elastinfarblösung,[1]) so ergeben sich Bilder, wie sie in Fig. 3 dargestellt sind. Die Zellkerne sind rot gefärbt, die Zelleiber sind wenig retrahiert und füllen die Höhlen fast ganz aus, wie bei guter Fixierung; an zwei Stellen

[1]) Die genaue Angabe des Verfahrens ist folgende: Die mit Wasser aufgeklebten Schnitte kommen nach der Paraffinbefreiung aus 90%igem Alkohol in alkoholische Borax-Karminlösung auf 20 Minuten. Abspülen in 70—90%igem Alkohol. Weigertsche Elastinfärbung 5—10 Minuten. Gründliches Auswaschen in 95%igem Alkohol, reiner 95%iger; absoluter Alkohol. Toluol. Kanada-Balsam.

sieht man die Zellen durch das Messer aus ihrer Lage gehoben und neben der Zellhöhle liegen (bei a). Die Knorpelkapseln erscheinen nur wenig stärker gefärbt, als ihre Umgebung. Die hyaline Substanz gliedert sich in zwei Partien, sodass lichtere, schwächer gefärbte Durchgänge mit dunkleren Feldern abwechseln. Die dunkleren Felder umgeben mehr oder minder breit die Knorpelhöhlen, gleichsam als vergrösserte Zellhöfe, sodass es den Anschein hat, als ob sich die interterritoriale Substanz auf die lichteren Partien beschränkt. Betrachtet man die dunkleren Felder genauer, so sieht man, dass sie aus einem äusserst feinen Faserwerk bestehen; an der Peripherie der Felder sind diese Fäserchen am feinsten und kürzesten und besonders dort erscheinen sie zu einem dichten Filze kreuz und quer eng verwoben zu sein. Nach dem Zentrum der Felder zu erscheinen die Fäserchen etwas kräftiger, länger und gleichmässiger angeordnet, sodass man dort zuweilen deutlicher ihren Verlauf verfolgen kann (bei c). Sie verlaufen wellig, zum Teil parallelfaserig, dabei aber doch vielfach, wie feinste Netze, verflochten, sodass zwischen ihnen kleine, vakuolenartige, anscheinend freie Räume erscheinen. Besonders deutlich sieht man die Auffaserung an den dünnen Knorpellamellen, die zwei oder mehrere benachbarte Zellen trennen (wie bei c). Auch scheint es, als ob zuweilen die Knorpelkapsel mit in der Faserung aufginge.

Wie kommt es nun zu solchen Bildern? Dass die hyaline Knorpelgrundsubstanz mit mancherlei Farblösungen eine territoriale Gliederung erkennen lässt, ist eine längst bekannte Tatsache. Um aber die hier erwähnten feineren Einzelheiten zur Anschauung zu bringen, ist es nötig, einmal möglichst dünne Schnitte, also von höchstens 3 μ Schnittdicke, zu verwenden und andererseits muss man allzu langes Färben vermeiden; denn sonst erhält man leicht eine allgemeine gleichmässige Überfärbung.

In diesem Sinne liess ich die Kernfärbung fort, um das Gewebe nicht unnötig Farbstoffeinwirkungen auszusetzen und färbte dünne Schnitte möglichst kurzdauernd. Fig. 4 ist nach einer solchen Färbung (Orcein nach Unna-Tänzer statt 24 Stunden nur 2 Stunden) gezeichnet. Es erscheinen nun die netzartig angeordneten Fäserchen der dunklen Felder noch besser und distinkter, besonders sind hier die auslaufenden Fäserchen, die dann in der interterritorialen Substanz verschwinden, oder

im Querschnitt als Punkte erscheinen, sehr deutlich (z. B. bei Fs). Auch hier fällt es auf, dass die Strukturen am deutlichsten an den dünnsten Stellen zu finden sind, an den Knorpellamellen, die sich zwischen zwei benachbarte Zellen schieben.

Sollte es sich aber um primäre Strukturen der Grundsubstanz handeln, warum bleiben dann die Felder der interterritorialen Substanz fast farblos und damit auch ohne jegliche Strukturzeichnung? Dies konnte seinen Grund in zwei Ursachen haben: einmal konnte es an der dort vorhandenen beträchtlicheren Dicke des Schnittes liegen. Denn in der Nähe der Zelle muss durch die jeweils unter oder über der Knorpelsubstanz ausgesparte Zellhöhle uns eine dünnere und damit durchsichtigere Partie vorliegen. Zweitens aber konnte ich annehmen, dass in dickeren Stellen sich bei der Färbung auch die mucoide Substanz zur optischen Verdeckung etwaiger Strukturen in erhöhter Weise geltend machen könnte. Dafür spricht ja auch der Umstand, dass, wenn man mit Weigertscher Elastinfärbung oder mit der Tänzerschen Methode nach Unna längere Zeit färbt, sich dann an Becher- und Drüsenzellen eine intensive Schleimfärbung einstellt und auch die gesamte Knorpelgrundsubstanz intensiv mitgefärbt wird.

Ich bemühte mich nun, beiden Faktoren gerecht zu werden: Erstens fertigte ich dünnere Schnitte an, von 2 μ Schnittdicke und dann suchte ich nach einem Färbemittel, welches mucoide Substanz möglichst nicht mitfärbte. Herr Prof. Schaffer war nun so liebenswürdig, mir in letzterer Richtung einen gütigen Rat zu erteilen. Nach einer persönlichen Mitteilung von P. Mayer[1]) hatte sich ihm als vorzüglichstes Färbemittel für Knorpel ebenfalls die Weigertsche Elastinfärbung bewährt; aber mit der Modifikation, dass die Farblösung vorher durch gründliches Auswaschen von freiem bezw. überschüssigem Eisenchlorid befreit wurde. Ich verfuhr nun folgendermassen: Nachdem ich die für die Resorcin-Fuchsinlösung von Weigert[2]) vorgeschriebenen chemischen Bestandteile gelöst und gekocht und durch Filtrieren den zur Bereitung der Farbe erforderlichen Filterrückstand erhalten hatte, wusch ich diesen durch allmähliches Durchlaufen-

[1]) Vergl. auch Lee und Mayer, Grundzüge der mikr. Technik, 3. Aufl., 1907, S. 394.

[2]) Zentralbl. f. allg. u. path. Anat., Bd. 9, 1898, S. 290.

lassen von 6—8 Liter destillierten Wassers durch das Filter aus, bis das Wasser ganz farblos abtropfte. Nun liess ich den Rückstand auf dem Filter trocknen und löste ihn dann erst in Alkohol; die weitere Behandlung der Farblösung war dann die gewöhnliche.

Das Ergebnis dieser Färbung war überraschenderweise eine metachromatische Färbung des Knorpels. Färbt man einen dünnen Schnitt ca. 10 Minuten, so färbt sich das elastische Gewebe dunkelblau, das Knorpelgewebe rot, mit leicht bläulichem Schimmer, alle übrigen Teile des Präparates (Trachealquerschnitt) bleiben ungefärbt, insbesondere auch schleimhaltige Drüsenzellen und die Becherzellen. Was nun die Struktur des Knorpelgewebes betrifft, so ergeben sich Bilder wie auf Fig. 5. Es erscheint die gesamte Knorpelsubstanz gleichmässig rot und grösstenteils von anscheinend sehr feinfaseriger Struktur. Die scheinbaren Fäserchen selbst sind äusserst dünn, wellig, bezw. zackig verlaufend, und weisen an einzelnen Stellen parallele bezw. konzentrische Anordnung auf, während sie sich im übrigen häufig kreuzen und netzartig verflechten. Zwischen sich lassen sie geringe Partien ungefärbter Substanz frei, besonders in nächster Nähe der Zellen, wo sie lockerer, weiter voneinander abstehend, angeordnet sind, im Gegensatz zu von den Zellen entfernteren Stellen der interterritorialen Substanz, wo die Fäserchen enger aneinander liegen und dichter verflochten sind. Zwei Ausläufer feiner, elastischer Fasern reichen ins Gesichtsfeld und sind an ihrer dunkelblauen Farbe deutlich zu erkennen. Gelingt es noch dünnere Schnitte von 1 μ Schnittdicke anzufertigen, so kann man noch schönere Bilder dieser Strukturen erhalten, wie es Fig. 6, die nach einem solchen Schnitt gezeichnet wurde, uns darstellt. Ebensolche, fast noch deutlichere Bilder erhält man mit der von Hansen (05) angegebenen Methode der sauren Methylenblaulösung. Man stellt sich von chemisch reinem Methylenblau eine wässrige Lösung von 1 auf 5000 her. Zu 3 ccm dieser Lösung setzt man zwei Tropfen einer 1 %igen Salzsäurelösung zu und färbt 4—5 Minuten. Die Kerne färben sich grün, die faserig-netzartigen Strukturen der Knorpelgrundsubstanz stumpfblau, alles übrige, besonders Schleim, bleibt ungefärbt. Diese Befunde sind so auffallend und sprechen so entschieden für eine Struktur der hyalinen Substanz, dass man erwarten musste, sie auch an frischem Material nachweisen zu können. Allein dies stösst insofern auf grosse Schwierig-

keiten, als wir schon aus dem bisherigen Gange der Untersuchung gesehen hatten, dass zur Beobachtung ausserordentlich dünne Schnitte erforderlich sind. Dennoch wurde in dieser Richtung ein Versuch unternommen und zwar wurden einmal von mit Formolalkohol fixiertem, aber nicht eingebetteten Knorpel vom Tapir (Cartil. sept. nar.) Mikrotomschnitte und andererseits von frischem Trachealknorpel des Meerschweinchens Rasiermesserschnitte untersucht. Diese wurden mittels Dunkelfeldbeleuchtung (Okular 4, Objektiv Reichert 5) beobachtet. Die Bilder beider Knorpelarten ergaben eine sehr schöne Differenzierung in Zellhöfe und interterritoriale Substanz, und zwar so, dass die Zellhöfe dunkler erschienen. Eine deutliche faserige oder auch wabige Struktur des Knorpels wurde nicht gesehen und das war ja schliesslich auch bei der beträchtlichen Dicke der Schnitte nicht gut anders zu erwarten. Dagegen war aber auch eine homogene oder hyaline Beschaffenheit der Knorpelgrundsubstanz mit Bestimmtheit auszuschliessen, da sich eine fleckige Zeichnung der Grundsubstanz zeigte, und zwar so, dass hellere Punkte, von dunklen Linien umrahmt, wahrzunehmen waren.

Allein nach allen diesen Methoden würden wir doch noch eine gewisse Vollständigkeit der Untersuchung vermissen. Wie man bei einer Untersuchung der Epithelien oder bei ähnlichen Zellenstudien es nicht versäumen wird, das Schnittverfahren durch die Methoden der Mazerierung und Isolierung zu kontrollieren, so ist es wohl ebenso geboten, bei der Untersuchung von Geweben der Bindegewebsgruppe und besonders auch des Knorpels Methoden heranzuziehen, die durch Eliminierung des einen Gewebsbestandteiles den anderen übrig bleibenden in seinem Aufbau klarer und deutlicher erkennen lassen. Die im Knorpel aufgedeckte Struktur kann sich nach dem, was wir bisher wissen, nur beziehen entweder auf die von Tillmans (74, 77, 77a) nachgewiesenen kollagenen Fibrillen, oder auf die notwendigerweise zwischen diesen anzunehmende Kittsubstanz. Zur Darstellung der Fibrillen hat Tillmans unter anderem die von Ewald und Kühne (76) empfohlene Trypsinverdauung mit vorzüglichem Erfolge benutzt, und es lag daher nahe, sich hier dieses Verfahrens zu bedienen. So habe ich dieses in der für dünne Schnitte am besten geeigneten Ausführung von Höhl (97) auf mein Objekt angewendet. Die Paraffinschnitte werden hierbei mit Wasser auf den Objektträger

aufgeklebt, und vorausgesetzt, dass der Objektträger wirklich fettfrei war, so haften sie hier ganz fest, trotz der umständlichen 24stündigen Entfettung in Benzin und der langandauernden Verdauung. Durch das vorherige Aufkleben werden die Schnitte möglichst schonend behandelt, und man erhält, selbst bei so zarten Präparaten — von nur 2—3 μ Schnittdicke — doch meist recht gute Bilder.

Was war nun von solchen Präparaten zu erwarten? Handelte es sich bei unseren Strukturen um solche der Kittsubstanz, so mussten sie nach der Verdauung verschwunden sein und durch die vorher angegebenen Methoden nicht mehr zur Anschauung gebracht werden können. Und in der Tat, es verhielt sich so. Schnitte, die 24 Stunden nach Höhl verdaut waren, wurden sowohl mit der nach P. Mayer modifizierten Weigertschen Methode, als auch nach Hansen mit saurem Methylenblau gefärbt, ohne dass sich auch nur Spuren unserer Strukturen nachweisen liessen. Ja auch nach doppelter und dreifacher Färbedauer blieben die Schnitte völlig farblos! War die Verdauung aber richtig ausgefallen, so musste ja unter Wegfall der übrigen Gewebsbestandteile das Bindegewebe, also beim Knorpel die kollagenen Fibrillen, klar und deutlich zur Darstellung kommen. Wenn man nun derartig verdaute Schnitte mit einer Bindegewebsfärbung färbte, so fanden sich in der Tat die kollagenen Fibrillen der Knorpelgrundsubstanz zum Teil sogar sehr schön dargestellt.

Fig. 7 und 8 sind Zeichnungen nach einem solchen Präparat[1]), welches einer 24stündigen Verdauung unterzogen und dann mittels der Bindegewebsfärbung von Mallory 12 Minuten gefärbt wurde. (Vergrösserung Okular 4, Immersion $^1/_{12}$.) Man sieht die kollagenen Fibrillen in beiden Figuren ohne weiteres deutlich und in allen Partien gleichmässig verteilt: in den Zellhöfen sowohl, wie in der interterritorialen Substanz. Bei Fig. 8 ist die Anordnung der Fibrillen vorwiegend eine parallelfaserige, während bei Fig. 7 mehr der wellige und sich kreuzende Typus, namentlich an den Stellen a, b und c, zum Vorschein kommt; bei c besonders gut, da hier durch die darunterliegende Zellhöhle eine äusserst dünne Knorpelstelle zur Anschauung kommt. An den mit d bezeichneten

[1]) Genaue Angabe der Methode findet sich bei Böhm und Oppel, Taschenbuch der mikr. Technik, 5. Auflage.

Stellen beider Figuren kann man unzweifelhaft erkennen, wie die Fibrillen als echte Primitivfibrillen frei zutage treten und ebenso konnte ich häufig einzelne Fibrillen in schrägem Verlaufe von unten nach oben durch Tiefer- und Höherstellen des Tubus verfolgen. Ich muss um Entschuldigung bitten, wenn ich durch die Beschreibung und die bildliche Darstellung dieser Fibrillen vielleicht ermüde. Die Arbeiten Tillmans', welchem das grosse Verdienst zukommt, als erster den Aufbau der Grundsubstanz des Hyalinknorpels aus Bindegewebsfibrillen beschrieben zu haben, sind ja allbekannt (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 10, 1874). Wenn ich nun doch diese Bilder veröffentliche, so geschieht es deswegen, weil einmal die Tillmansschen Arbeiten den Gelenkknorpel[1]) betreffen und andererseits von anderen Bearbeitungen des Trachealknorpels mir eine Darstellung der kollagenen Fibrillen in situ durch die Verdauungsmethode nicht bekannt ist. Ausserdem aber brachten diese Präparate noch eine weitere Gewebsstruktur überraschend deutlich zur Anschauung; nämlich die sogenannten Halbmonde oder Sicheln, wie sie Solger (91) beim Schaf in dem Nasenscheidewandknorpel zuerst beschrieben hat und worauf ich am Schlusse noch zurückkommen werde.

III.

Eine Besprechung der einschlägigen ziemlich umfangreichen Literatur liegt nicht innerhalb des Rahmens dieser kleinen Arbeit.

Dass kollagene Fibrillen in der Knorpelgrundsubstanz des Trachealknorpels gefunden und jedenfalls immer vermutet wurden, ist ja, wie gesagt, eine alte Tatsache, ich brauche sie daher nicht weiter zu erörtern und mit Literaturergebnissen zu erhärten. Was dagegen die zunächst in der Grundsubstanz beschriebenen Strukturen der Fig. 5 etc. betrifft, so halte ich sie doch für neu und eigenartig. Denn so vielerlei Strukturen und Kanälchen man auch im Hyalinknorpel beschrieben hat, so erwiesen sich doch die auf rein tinktoriellem Wege dargestellten meist als

[1]) Ebenso bearbeitete Hammar besonders den Gelenkknorpel (Über den feineren Bau der Gelenke, Abt. 2 „Der Gelenkknorpel" in Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 43). Er verfuhr ganz anders, er verdaute nicht fixierte, freie (also wohl auch ziemlich dicke) Schnitte wochenlang in Trypsinglyzerin, wobei der unregelmässigen Wirkung der Verdauungsflüssigkeit gar keine Schranken gesetzt werden. Auch hat er uns keine Abbildungen seiner Verdauungspräparate gegeben.

Täuschungen (Pseudostrukturen, Hansen), wie ich solche beispielsweise eingangs an der Hand der Fig. 1 und 2 besprochen habe. Und so konnte ich auch in den meisten speziellen Bearbeitungen der Knorpelgrundsubstanz, und besonders derjenigen der Säugetiere, aus den letzten Jahren, meist nichts ähnliches finden. Hansen (05) bespricht bei der Grundsubstanz des hyalinen Knorpels sehr eingehend die Fibrillen und die Pseudostrukturen, von anderen echten Strukturen erwähnt er nichts. Auch lässt sich aus seinen Bildern schliessen, dass ihm wohl nicht ausreichend dünne Schnitte vorgelegen haben. Hammar (94) behandelt bei seinen Untersuchungen des feineren Baues des Knorpels allerdings neue Strukturen, aber es handelt sich um Zellausläufer, Zellfortsätze, die meist ziemlich dick und voluminös besonders auf Fig. 7—13 seiner Tafel XXXV sich in der Umgebung der Zellen ausbreiten. Nur bei Anwendung der Ranvierschen Vergoldungsmethode brachte er wesentlich feinere Ausläufer zur Darstellung, die die Zelle, wie ein zartes Netzwerk umgeben. Hier schien es mir zuerst, als ob sich unsere Wege, die doch von ganz verschiedenen Punkten ausgegangen waren, kreuzten. Während Hammar die Zelle und ihre Fortsätze behandelte, hatte ich nur die Struktur der Grundsubstanz verfolgt, und wenn Hammar Seite 822 von den beiden Bildern Fig. 1 und 2, Taf. XXXV, die eben durch Vergoldung gewonnen wurden, sagt: „Aber anstatt sich in den Körneranhäufungen zu verlieren, lösen sich die Fortsätze hier buschig an der Grenze zur ‚differenzierten Grundsubstanz' auf. Anstatt der Kornhäufchen findet man also ein Flechtwerk von feinen reich verästelten Fasern, die wahrscheinlich gerade infolge ihrer Verästelung ein körniges Aussehen aufweisen können" — so wäre da vielleicht eine gewisse Analogie der Beobachtung vorhanden, wenn er nicht auf das Bestimmteste versicherte, dass es sich bei seinen Präparaten um Zellausläufer handelte. Es ist schade, dass er die Ausbreitung dieser Netze und Fasern nicht weiter verfolgt hat, allein auch dann vermag ich nicht zu beurteilen, wie man die Verwendung der Goldimprägnation ohne weiteres zum Nachweis primärer Strukturen verwenden kann, und es entzieht sich ebenso meiner Beurteilung, ob nicht der Gelenkknorpel[1]), den ja Hammar allein l. c. be-

[1]) Hansen (05) bemerkt zu den Zellausläufern Hammars im Gelenkknorpel: „Ich muss indes darauf aufmerksam machen, dass dieses

arbeitete, von den anderen rein hyalinen Knorpeln im Aufbau der Grundsubstanz wesentlich abweiche.

Eine jüngst[1]) erschienene Arbeit von Nowikoff (08) behandelt das Bütschlische Wabenwerk beim Knorpel. Nowikoff leugnet — im namentlichen Gegensatze zu den Anschauungen von: van der Stricht, Spronck, Solger, Hammar, Studnička, Schaffer und Hansen — das Vorhandensein von Fibrillen in der Grundsubstanz, und er deutet diese, wenn sie von anderen beobachtet wurden, als eine Art von Kunstprodukt. Ein Auftreten von Fibrillen, meint er, würde dadurch vorgetäuscht, dass Wabenwände, die sich in einer Richtung aneinanderreihen, isoliert gefärbt würden, während die zu dieser Richtung senkrecht verlaufenden Wände ungefärbt geblieben wären. Das trifft nicht zu, am verdauten Schnitt (Fig. 7 und 8) erkennt man, dass Fibrillen als solche unzweifelhaft vorhanden sind und man sieht (bei d), dass dort die Primitivfibrillen frei endigen und auf eine längere Strecke in einer Richtung nebeneinander verlaufen, ohne dass sie durch seitliche Abzweigungen in Verbindung stehen. Diese Kenntnis auf den unverdauten Schnitt übertragen, lehrt uns, dass beim Längsschnitt — in der angenommenen Fibrillenrichtung — auch die Kittsubstanz die Form von Längsfasern bezw. von Längsstreifen erhalten muss. Mit den von mir am unverdauten Schnitte dargestellten echten Strukturen haben die Wabenstrukturen Novikoffs daher vielleicht insofern zu tun, als es sich neben anscheinend linearen Fäden und Streifen auch zweifellos um Netzmaschen handelt, die sich wie durchschnittene Wabenwände — aber nur im Querschnitt oder Schiefschnitt — ausnehmen, sich aber nur auf ein zwischen den Fibrillen liegendes Gewebselement beziehen können.

Konnte ich somit bei den meisten neueren Untersuchungen über Knorpelgrundsubstanz — Terazzas und Morawitz be-

---

eigentümliche Verhalten wesentlich im Gelenkknorpel vorkommt (der ja auch sonst auf verschiedene Weise eine Sonderstellung einnimmt) und namentlich bei grösseren Tieren recht zum Vorschein kommt, während ich es nicht einmal annähernd so ausgesprochen im Laryngo-Trachealknorpel oder Rippenknorpel angetroffen habe".

[1]) Für die älteren Arbeiten von Bubnoff (68), Nykamp (77), Budge (77), van der Stricht (86), Spronck (87) und Wolters (91, 92) verweise ich auf die ausführlichen Werke über Knorpel von Schaffer (97, 01, 01a, 03, 05, 06), Hansen (05) oder Studnička (97, 98, 03, 05).

handeln ganz andere Fragen beim Knorpel — nichts ähnliches finden, so traf ich dagegen analoge Beobachtungen bei Schaffer. Er beschreibt (in Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 70) bei Tangentialschnitten durch die oberflächliche Appositionslage der Flossenstrahlen von Ammocoetes ein eigentümliches Verhalten des Schnittrandes der Knorpelgrundsubstanz: „Stellt man", sagt er S. 136, „in den späteren Stadien, wo deutliche Fibrillen und Fibrillenbündel im Perichondrium differenziert sind, scharf auf den Schnittrand der Knorpelgrundsubstanz ein, so erscheint derselbe wie ausgefranst; mit Hämalaun dunkelgefärbte Streifen setzen sich über denselben verschieden weit fort, und auch die Grundsubstanz selbst zeigt ein deutlich streifiges Aussehen. Noch klarer wird dieses Verhalten an den dicken Knorpelstrahlen von Petromyzon fluviatilis (dessen mächtiges Perichondrium Studnička sonderbarerweise als Fascie bezeichnet), besonders nach Färbung mit Unna-Tänzers saurem Orcein (Fig. 15). Hier kann man den Schnittrand der Knorpelgrundsubstanz (GS) sich fortsetzen sehen in blasse Bündelchen (F), welche hier leicht als leimgebende Fasern des Perichondriums erkannt werden, da sie eine Andeutung der an Bindegewebsbündeln gelegentlich zu beobachtenden Querstreifung, wahrscheinlich infolge der Behandlung mit den salzsauren Flüssigkeiten, zeigen. Zwischen ihnen, sie verbindend, sieht man mit Orcein dunkelgefärbte Streifen (Ki), welche manchmal leicht körnig erscheinen. Weiter in den Knorpel hinein verliert sich diese Unterscheidbarkeit der zwei Längsstreifen, die Grundsubstanz nimmt das bekannte homogene Aussehen an."

Wir finden also hier ausser der Beschreibung von kollagenen Fibrillen, die vom Perichondrium her eindringen, den wichtigen Hinweis auf noch andere Strukturen: „dunkel gefärbte Streifen, welche manchmal leicht körnig erscheinen". Aber auch hier gelang es nicht, die Strukturen weiter in den Knorpel hinein zu verfolgen, sie verschwinden hier mitsamt den kollagenen Fibrillen in der rätselhaften Homogenität der Grundsubstanz. Dieses Verhalten der Bindegewebsfasern, welche in der Kittsubstanz einfach unsichtbar werden, ist zuerst von Schaffer 1897 beschrieben worden; später hat es Hansen als Maskierung der kollagenen Fibrillen bezeichnet.

Ein ähnliches Verhalten wie bei Petromyzon fluviatilis fand Schaffer weiterhin beim harten Knorpel von Myxine[1]) glutinosa

[1]) Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 80.

(Zungenbeinknorpel) an der äussersten oberflächlichsten Schicht „der oberflächlichen Appositionszone“ [1]). An Querschnitten erschien auch hier „diese schmale Zone wie ausgefranst, indem in dieselbe sowohl kollagene, als elastische Fasern des Perichondriums einstrahlen und assimiliert werden“. Ich möchte hier ganz besonders auf die beiden vom Autor angezogenen Figuren hinweisen. In seiner Fig. 7 „erschienen bei oberflächlicher Einstellung die Knorpelzellen in homogene Grundsubstanz eingeschlossen, bei tieferer wurde eine eigentümliche Streifung oder Faserung der Grundsubstanz sichtbar. Die Streifen sehen stellenweise wie aus kürzeren, stäbchenartigen Gliedern, manchmal wie aus Körnern zusammengesetzt aus“. Noch besser erscheint aber dieses Verhalten in der ersterwähnten Figur (Fig. 15, Bd. 70) bei ihrer stärkeren Vergrösserung (500). Bei Ammocoetes wie bei Myxine konnte sich Schaffer beidesmal, zumal es sich um die äusserste, dicht unter dem Perichondrium gelegene Knorpellage handelte, überzeugen, dass Bindegewebsfibrillen in die äusserste Zone eindringen und die zwischen ihnen gelagerte Substanz, die an Form natürlich auch feinsten fibrillenartigen Zügen gleicht, durch Orcein isoliert gefärbt wurde.

Wenn ich nun meinen eigenen Bildern eine Deutung zu geben versuche, so drängt sich die Frage auf, von welcher Art sind diese Strukturen? Dass es sich hier nicht um Abkömmlinge elastischer Fasern handelt, war schon eingangs erwähnt worden; nach ihrem Aussehen, ihrer Anordnung und ihrer Lage ist dies auch ganz auszuschliessen; ein Blick auf Fig. 5, der einen Vergleich mit den dort vorkommenden elastischen Fasern gestattet, wird dies bestätigen. Ebenso auszuschliessen ist ein Zusammenhang oder eine Ähnlichkeit mit kollagenen Fasern: ich fertigte eine Reihe Kontrollpräparate mit der Pikro-Fuchsin-Methode, mit der Färbung nach Freeborn und mit derjenigen nach Mallory an, sie fielen sämtlich für kollagene Fasern negativ aus, d. h. am unverdauten Präparat.

Ich glaube aber, dass man den Strukturen garnicht den Charakter von „Fasern“ zusprechen kann, sondern dass es sich hier um spezielle Strukturlinien der Knorpelgrundsubstanz handelt.

[1]) Am Querschnitt des Zungenbeinknorpels ist zu unterscheiden: eine mittlere Zone, eine äussere Zone und eine ganz oberflächliche, dünne Appositionszone.

Ich glaube, dass es Streifen sind, die einem zwischen den kollagenen Fibrillen liegenden Gewebselemente entsprechen: dass es die tinktoriell sichtbar gemachte Kittsubstanz ist.

Wenn die Kittsubstanz auch als amorphe oder feinkörnige Masse gedacht werden muss, so wird sie als ausfüllende Masse zwischen den Fibrillen ein Wabenwerk darstellen müssen, das an dickeren Schnitten, oder am Querschnitt durch die Fibrillen, als Netzwerk, an sehr dünnen Längsschnitten als Streifensystem zwischen den Fibrillen erscheinen wird. Betrachtet man die Figuren vom unverdauten Schnitt, so erkennt man sehr klar, z. B. auf Fig. 4 bei fs ein deutliches Netzwerk. Wenn nun die Kittsubstanz die kollagenen Fibrillen allseitig wie Röhrenwandungen umgibt, so muss auf dem Querschnitt bei isolierter Färbung der Kittsubstanz diese wie ein sehr feines und engmaschiges Netzwabenwerk zur Anschauung kommen. Die kollagenen Fibrillen sind ja äusserst fein und dementsprechend wird die ihre Zwischenräume ausfüllende Kittsubstanz auch nur in ganz dünner Schicht auftreten; ist sie aber an einzelnen Stellen stärker vertreten — vielleicht um Fibrillengruppen oder Bündel herum —, so wird man auch die Netzmasche deutlicher sehen. An den Stellen jedoch, an denen der Schnitt zur Richtung des Fibrillenverlaufes schräger geführt ist, da wird auch die Kittsubstanz in längerer Ausdehnung getroffen werden; sie wird mehr in die Länge gezogene Maschen vorstellen, wie auf Fig. 3 bei c und c′, und je mehr die Fibrillen längs getroffen sind, um so mehr hat man langgestreckte Maschen der Kittsubstanz vor sich, die scheinbare Fäserchen vorstellen (Fig. 5 bei a).

Dieses Waben- und Netzfaserwerk färbt sich gut mit der Weigertschen Resorcin-Fuchsin-Lösung in der Modifikation von P. Mayer und in der saueren Methylenblaulösung nach Hansen; nicht aber mit den spezifischen Kollagenfärbungen. Verdaut man nun den Schnitt, so ist das Netzwerk nicht mehr färbbar, es ist verschwunden; dagegen kommen nunmehr mit vollkommener Deutlichkeit echte, unverästelte Fibrillen zur Anschauung, die sich mit allen Kollagenfärbungen intensiv färben. Es muss also das Netzwabenwerk die Ausfüllmasse zwischen den Fibrillen sein.

Ich möchte somit nach meinen Untersuchungen am Trachealknorpel vom Säugetier annehmen, dass es mir vielleicht gelungen ist, durch die angegebenen Methoden die Kittsubstanzstruktur

des hyalinen Knorpels, die man ja zwischen den kollagenen Fibrillen annehmen muss, auch tatsächlich in der Grundsubstanz zur Darstellung gebracht zu haben. Erhalten wir bei den Verdauungspräparaten in den kollagenen Fibrillen sozusagen das Positiv des Grundsubstanzgerüstes, so kommt mit den erwähnten Methoden, durch die Färbung allein, beim unverdauten Schnitt das Negativ in Form von Kittsubstanzstrukturen zur Anschauung.

Wovon die Sichtbarkeit dieser teils netzartig angeordneten, teils faserartig verlaufenden Strukturlinien der Kittsubstanz abhängt, das ist ziemlich schwer zu sagen. Ich vermute, dass ihre gewöhnlich vorhandene Unsichtbarkeit nicht im chemischen Verhalten der Knorpelgrundsubstanz allein zu suchen ist, sondern dass hier die Dichtigkeitsverhältnisse des Gewebes in Betracht kommen. Das hyaline Gewebe des Knorpels ist nicht nur im allgemeinen sehr dicht, sondern es scheint auch, wie dies besonders von Schaffer betont wird, dass der Knorpel fortwährend Entwicklungs- bezw. Wachstumsvorgängen unterworfen ist, die von den Knorpelzellen aus in zentrifugaler Richtung weiter schreiten. So ist die Gewebsdichtigkeit an den Zellscheidewänden, an der Kapsel, am Zellhof, am äusseren Zellhofrand oder endlich mitten in der interterritorialen Substanz zu derselben Zeit eine ganz verschiedene. Spricht es nun für die verdeckende Eigenschaft der Dichtigkeit des Gewebes, dass sich jene Strukturen nur bei dünnen Schnitten manifestieren, so sprach auch der Gang der Untersuchung für die Dichtigkeitsdifferenzen in der Substanz des Knorpels. Bei Schnitten von 3 μ Dicke fand ich die Strukturen in der Nähe der Zelle, in den Zellhöfen und in den die Zellen scheidenden Knorpellamellen, wo wir lockere, dünnere und wachstumsjüngere Partien des Knorpelgewebes annehmen. Fertigte ich noch dünnere Schnitte (2 μ) an, so zeigten sich die Strukturen auch in der interterritorialen Substanz.

Wie ich schon oben erwähnte, war es mir bei der Kürze der Zeit nicht möglich, die Untersuchung so eingehend zu gestalten, als es wünschenswert gewesen wäre. Daher können auch diese Ausführungen keinerlei Anspruch auf eine abgeschlossene oder unanfechtbare Erklärung haben; die eingehendere Behandlung dieses Gegenstandes muss ich berufeneren Händen überlassen. Ich wollte nur eine Deutung dieser Strukturen geben, wie sie mir

am plausibelsten erschien und wie sie sich mir im Laufe der Untersuchung immer wieder als die wahrscheinlichste aufdrängte.

Zum Schlusse möchte ich noch auf eine andere Beobachtung, die sich bei dieser Untersuchung bot, hinweisen. Ich erwähnte oben (S. 758), dass am verdauten Schnitt die sogenannten Halbmonde oder Sicheln besonders deutlich hervortreten. Ähnliche Gebilde sind unter anderen namentlich von Czermak (88) bei „jungen Tieren", von Solger bei Schaf und Mensch (91, 93), und von Schaffer (01, 05) bei Myxine beschrieben worden und zwar meist als nicht allzu häufige Erscheinung. Nach Solger befänden sich die Sicheln an dem vom Perichondrium abgewendeten Pole der Zellhöfe, öfters kämen zwei und mehrere an einer Zellhöhle zur Anschauung, mitunter seien die Sicheln quer gegliedert, wie aus Stäbchen bestehend, oder fein gestrichelt. Ich kann dies nur bestätigen.

An der beigegebenen Fig. 9 möchte ich zeigen, wie nach der Verdauung die Halbmonde (m) sehr deutlich als dunkelblau gefärbte grössere oder kleinere sichelförmige Massen und zwar fast an jeder Zellhöhle zu sehen sind. Rechts — vom Beschauer — ist die Seite des Perichondriums, welches zum Teil an dem Präparat erhalten ist, links geht es nach dem Inneren des Knorpels zu; man sieht nun, wie oben erwähnt, überall die Sicheln auf der linken Seite der Zellhöhlen, auf der dem Perichondrium abgewendeten Seite (Solger). Betrachtet man die Sichel bei stärkerer Vergrösserung, so sind noch gewisse Einzelheiten und Unterschiede in der Form wahrzunehmen. So finden wir in Fig. 10 bei a die lange mandelendenartige Form, bei b die kleine, ganz schmale Sichelform, bei c in der Längsrichtung zerklüftete Sicheln, sodass eine grössere (Haupt-) Sichel nach innen gelegen und weiter peripher eine kleinere (Neben-) Sichel zu erkennen ist. Diese Erscheinung — Solger fand bis zu vier Nebensicheln — ist mitunter sehr deutlich auch schon bei schwacher Vergrösserung wahrzunehmen (Fig. 9 bei nm). Endlich aber erkennt man bei d eine Querspaltung der Sichel in kurze Stäbchen, die in feinere Enden auszulaufen scheinen.

Auf diesen letzteren Befund möchte ich hier besonders hinweisen. Betrachtet man Fig. 11, so findet man bei a an einer sehr feinen schmalen Sichel ganz kurze Stäbchen, die man fast mehr als Punkte bezeichnen sollte; bei b dagegen handelt es

sich um eine breitere Sichel, hier tritt die Stäbchenform viel deutlicher hervor und man kann diese Stäbchen nach der freien Knorpelhöhle zu in feine faserartige Enden auslaufen sehen. Ja es kann zu Bildern kommen wie in Fig. 12, wo es schwer zu entscheiden ist, ob es sich hier um aufgedeckte kollagene Fibrillen oder um eine feinfaserig gespaltene Sichel handelt, zumal, wie aus allen Figuren zu ersehen ist, die Sicheln die Bindegewebsfärbung (Mallory) angenommen haben.

Über die Lage der Sicheln kann ich nichts Bestimmtes sagen. Ob sie in der Zellhöhle, an der Kapsel oder am Zellhof liegen, lässt sich an Verdauungspräparaten nicht entscheiden. Bei dünnen Schnitten und besonders an den dünnsten Stellen, jeweils über (oder unter) der Peripherie der Zellhöhle, bleibt nach der Verdauung nur ein sehr zarter Rest des ursprünglichen Gewebes übrig. Nun ist es aber unvermeidlich, dass beim Auswaschen der Schnitte gerade die zartesten Partien weggespült werden, die Begrenzung der Zellhöhle dadurch verwischt wird. Je länger man verdaut, um so grösser werden die Zellhöhlen.

Der Deutung der Sicheln, die ihnen Solger gibt, der sie für Zellausscheidungen hält, kann ich mich nicht anschliessen. Ich glaube, dass ihre Entstehung von ganz anderer Seite her abzuleiten sei und dass es sich hier um Zellreste handele. Ich möchte hierbei wiederum verweisen auf die — besonders von Schaffer betonten — Wachstumsvorgänge im Knorpel. Es sind meines Erachtens diese Halbmonde herzuleiten von Zellen, die durch energisches Wachstum der Schwesterzelle zusammengedrückt wurden und bis auf diese Halbmondform geschwunden sind. Hierbei werden sie verschoben und geraten in eine Lage, die sie der Kapsel oder dem Zellhof einer normalen Knorpelzelle angelagert erscheinen lässt. Alsdann verfallen die Halbmonde offenbar weiteren, regressiven Vorgängen und es kommt dabei unter anderem zu der Zerspaltung in feine Stäbchen bezw. in — „Fasern“. Und diese „Fasern“ können, wenn es sich um Abkömmlinge von grösseren, in die Länge gezogenen Halbmonden handelt und in weiterer Ausdehnung im Schnitte getroffen sind, — zumal sie Kollagenfärbungen annehmen — grosse Ähnlichkeit mit starken kollagenen Fibrillen bekommen, wie sie Hansen als sog. „starre Fasern“ beschreibt. Dazu kommt, dass

sie in ihrer Lage immer in inniger Beziehung zu einer Zelle bleiben — ähnlich den Mänteln von Hansen.

Über das weitere Schicksal der Halbmonde Vermutungen auszusprechen, halte ich für zwecklos; doch erachte ich den Umstand, dass die Verdauungsmethode, die ja am Präparate die Zellen vernichtet, und eigentlich nur die kollagenen Fasern zur Darstellung bringt, hier die Sicheln in so auffallender Weise zutage treten lässt; und ferner das färberische Verhalten der Sicheln (Bindegewebsfärbung) — für die Beurteilung der Zusammensetzung der Knorpelgrundsubstanz doch für bemerkenswert.

Am Schlusse dieser Arbeit ist es mir eine besonders angenehme Pflicht, Herrn Hofrat Prof. von Ebner für die gütige Aufnahme in seinem Laboratorium und Herrn Prof. Schaffer für seine so liebenswürdige Beratung und sein gütiges Entgegenkommen meinen ganz ergebensten und aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

1878. Arnold, J.: Die Abscheidung des indig-schwefelsauren Natrons im Knorpelgewebe. In: Virchows Arch., Bd. LXXIII.

1903. Böhm, A. A. und von Davidoff, M.: Lehrbuch der Histologie des Menschen. Wiesbaden, 3. Aufl.

1908. Böhm, A. A. und Oppel: Taschenb. der mikr. Technik. 6. Auflage, München.

1877. Budge, A.: Die Saftbahnen im hyalinen Knorpel. In: Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XIV.

1868. Bubnoff: Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Knorpels. In: Sitzungsberichte der Akademie d. Wissensch. zu Wien, Bd. LVII, Abt. 1.

1888. Czermak, N.: Vergl. Studien über die Entwicklung des Knochen- und Knorpelgewebes. In: Anat. Anz., Bd. III.

1876. Ewald, A. und Kühne, W.: Die Verdauung als histologische Methode. In: Verhandlg. d. Naturhist. med. Vereins zu Heidelberg, N. F. Bd. I, Heidelberg.

1880. Flesch, M.: Untersuchungen über die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels. Würzburg.

1894. Hammar, J. A.: Über den feineren Bau der Gelenke. II. Abt. S. 813. In: Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII.

1905. Hansen, F. C. C.: Untersuchungen über die Gruppe der Bindesubstanzen. I. Der Hyalinknorpel. In: Anat. Hefte, Bd. XXVII, Heft 83.

1872. Heitzmann, C.: Studien am Knochen und Knorpel. In: Wiener med. Jahrb.

1897. Höhl, E.: Zur Histologie des adenoiden Gewebes. In: Arch. f. Anat. u. Physiol, Anat. Abt., S. 133.
1889. Kölliker, A.: Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl., Leipzig.
1876. Krause, W.: Handbuch der menschlichen Anatomie. Bd. I. Allg. u. mikr. Anat.
1907. Lee und Mayer: Grundzüge der mikr. Technik. III. Aufl.
1899. Livini, F.: Sulla distribuzione del Tessuto elastico in varii organi del corpo umano. Monit. Zool. Ital., A. X, p. 267.
1902. Morawitz, P.: Zur Kenntnis der Knorpelkapseln und Chondrinballen des hyalinen Knorpels. In: Arch. f. mikr. Anat., Bd. LX.
1908. Nowikoff, M.: Beobachtungen über die Vermehrung der Knorpelzellen, nebst einigen Bemerkungen über die Struktur der „hyalinen" Knorpelgrundsubstanz. In: Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. XC.
1877. Nykamp, A.: Beitrag zur Kenntnis der Struktur des Knorpels. In: Arch. f. mikr. Anat., Bd. XIV.
1897. Schaffer, J.: Bemerkungen über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. In: Arch. f. mikr. Anat., Bd. L.
1901. Derselbe: Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes etc., I. Teil. In: Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXX.
1901. Derselbe: Der feinere Bau und die Entwicklung des Schwanzflossenknorpels von Petromyzon und Ammocoetes. In: Anat. Anz., Bd. 19.
1903. Derselbe: Knorpelkapseln und Chondrinballen. In: Anat. Anz., Bd. 23.
1905. Derselbe: Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes etc., II. Teil. In: Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXXX.
1906. Derselbe: Über den Zungenknorpel der Gastropoden. In: Sitz.-Ber. d. Zool.-Botan. Ges. zu Wien.
1887. Solger, B.: Die Wirkung des Alkohols auf den hyalinen Knorpel. Leipzig.
1891. Derselbe: Über pericelluläre und intracelluläre Ablagerungen im Hyalinknorpel. In: Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIV.
1893. Derselbe: Über Rückbildungsvorgänge im Gewebe des hyalinen Knorpels. In: Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLII.
1879. Spina, A.: Über die Saftbahnen des hyalinen Knorpels. In: Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. LXXX.
1887. Spronck, C. H. H.: Zur Kenntnis der Struktur des Hyalinknorpels. In: Anat. Anz., Jahrg. 2.
1895. Spuler: Über Bau und Entstehung des elastischen Knorpels. Inaug.-Diss., Erlangen.
1909. Stöhr, Ph.: Lehrbuch der Histologie, 13. Aufl.
1897. Studnička, F. K.: Über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. In: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48.
1898. Derselbe: Weitere Bemerkungen über das Knorpelgewebe der Cyclostomen und seine Histogenese. In: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 51.
1903. Derselbe: Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel-, Vorknorpel- und Chordagewebe. Anat. Hefte, Bd. 21.
1905. Derselbe: Über einige Pseudostrukturen der Grundsubstanz des Hyalinknorpels. In: Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXVI.

1886. Stricht, van der: Récherches sur le cartilage hyalin. In: Arch. de Biol., T. VII.
1898. Tellyesniczky: Über die Fixierungsflüssigkeiten. In: Arch. f. mikr. Anat., Bd. LII.
1896. Terrazzas, R.: Métodos de coloración de la substancia fundamental cartilaginosa. Riv. trim. microgr., V. I (Madrid).
1874. Tillmanns, H.: Beiträge zur Histologie der Gelenke. In: Archiv f. mikr. Anat., Bd. 10.
1877. Derselbe: Über die fibrilläre Struktur des Hyalinknorpels. In: Archiv f. Anat. u. Phys.
1877a. Derselbe: Über die fibrilläre Struktur des Hyalinknorpels. In: Zentralblatt f. Chir., IV. Jahrg.
1898. Weigert: Über eine Methode zur Färbung elastischer Fasern. In: Zentralbl. f. allg. Path. u. path. Anat., Bd. IX, Seite 290.
1891. Wolters: Zur Kenntnis der Grundsubstanz und der Saftbahnen des Knorpels. In: Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVII.
1892. Derselbe: Zur Kenntnis der Grundsubstanz und der Saftbahnen des Knorpels. Zur Richtigstellung. In: Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVIII.
1885. Zuckerkandl, E.: Beitrag zur Lehre von dem Baue des hyalinen Knorpels. In: Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. XCI.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXX.

Für alle Zeichnungen (ausser Fig. 2b):

Objekt: Trachealknorpel von Meerschweinchen aus dem medianen Teile des Trachealringes. Fixierung: Carnoysches Gemisch. Zeichnung: Wo es nicht besonders bemerkt ist, sind die Zeichnungen mit dem Zeissschen Zeichenapparat angelegt, in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 1. (Pseudostruktur.) Schnittdicke 3 μ. Färbung: Alkoholische Borax-Carminlösung. Weigertsche Elastinfärbung. Vergrösserung 530. Aus einem Querschnitt. Kerne blassrot, Zellprotoplasma stark retrahiert. Die Grundsubstanz weist ein grobmaschiges, unregelmässig polygonales Netzwerk auf: Läsionseffekte, die sich nachträglich abweichend und kräftiger färbten.

Fig. 2. (Pseudostruktur.) Aus demselben Präparat und bei gleicher Vergrösserung wie Fig. 1 gezeichnet. Kleinmaschiges Netzwerk mit oval geformten Maschen; ebenfalls ein Artefakt.

Fig. 2b. (Pseudostruktur.) Präparat von Herrn Prof. Dr. Schaffer. Objekt: Oberschenkelkopf von Frosch. Fixierung und zugleich Entkalkung: Alaun — 5% Salpetersäurelösung. Färbung: Schmorls Phosphor-Molybdänsäure-Thioninmethode. Vergrösserung 85. Im Bereich

des Knorpels ergab die Färbung feine dunkelblaue Streifen auf hellblauem Hintergrund; bei a Pseudostrukturen in Form von gitterartigen Niederschlagsfiguren; bei b Messerspuren, die dieselbe „Färbung" aufweisen.

Fig. 3. Schnittdicke 2—3 μ. Färbung: Borax-Carmin. Weigertsche Elastinfärbung. Vergrösserung 530. Die Zellkerne sind rot gefärbt, bei a sind die Zellen aus ihren Höhlen durch das Messer herausgehoben. Die Grundsubstanz ist in hellere und dunklere Partien gegliedert. Die dunkleren Partien der Grundsubstanz sind besonders in der Nähe der Zellen, in den Zellhöfen zu finden und hier findet sich auch eine deutliche, netzförmige Anordnung; bei c und c' mehr faserartiger Charakter der Strukturen, bei p punktförmiger und netzmaschenartiger.

Fig. 4. Schnittdicke 3 μ. Färbung: Orcein nach Unna-Tänzer. Vergrösserung 530. Die Zellkerne (k) erscheinen schwach gelblich. Die Fasernetze sind hier viel deutlicher, klarer und zarter (fs). Ihre äussersten Grenzen enden sehr scharf in Strich (st) und Punkt (p).

Fig. 5. Schnittdicke 2 μ. Färbung: nach P. Mayer modifizierte Weigertsche Resorcin-Fuchsinlösung. Vergrösserung 530. Zellen und Kerne sind blassgelblich gefärbt, die Grundsubstanz hellrot, die elastischen Fasern (el) blau. Die Färbung der Grundsubstanz ist gleichmässig, sie erscheint überall netzartig-faserig, bei a sieht man besonders deutliche, konzentrische, faserartige Züge.

Fig. 6. Schnittdicke 1 μ. Färbung und Vergrösserung wie bei Fig. 5. Zellkerne schwach gelblich, Grundsubstanz hellrot, überall feinste Netzfaserung.

Fig. 7. Schnittdicke 3 μ. Verdauungspräparat nach Höhl. Färbung: Bindegewebsfärbung nach Mallory. Vergrösserung 940. Die Zellen und die nicht leimgebende Substanz ist verdaut, wenigstens im wesentlichen; überall treten die kollagenen Fibrillen der Knorpelgrundsubstanz deutlich zutage. Bei a, b und c verschiedene Arten des sich kreuzenden Verlaufes der Fibrillen, welcher bei b wie ein dichter Filz, bei c maschig, netzförmig erscheint; bei d freiliegende und freiendigende Fibrillenbündel und Primitivfibrillen.

Fig. 8. Aus demselben Präparat, bei gleicher Vergrösserung. Hier ist der Verlauf der Fibrillen ein mehr paralleler; sehr schön sind bei d vollkommen isolierte Primitivfibrillen zu sehen.

Fig. 9. Schnittdicke 2 μ. Verdauungspräparat nach Höhl: 2 Tage. Färbung: Bindegewebsfärbung nach Mallory.[1]) Vergrösserung

[1]) Es handelt sich um folgende Mallorysche Methode: Die Schnitte kommen aus Wasser (nach der Paraffinbefreiung etc.) in 1% phosphorsaure Molybdänsäure 1 Minute; Auswaschen in dest. Wasser; dann in folgende Lösung: wasserlösliches Anilinblau 0,5, Orange G. 2,0, Oxalsäure 2,0, Wasser 100,0 — auf eine halbe Minute —; Auswaschen in Wasser (rasch!); dann Alkohol 70%; 95%; Abs.; Xylol; Canada-Balsam.

390. Aus einem Querschnitt mehr in der Nähe des Perichondriums; m die sog. Halbmonde an den Zellhöfen, nm die Nebenmonde. Hier und in den folgenden Präparaten ist die Grundsubstanz zeichnerisch nicht besonders ausgeführt.

Fig. 10. Aus demselben Präparate wie Fig. 9. Vergrösserung 940. Zeichnung freihändig. Verschiedene Formen der Halbmonde; bei a langgezogene Form wie das spitze Ende einer Mandel; b ganz schmale kleine Sichel; c Sicheln mit peripherwärts gelegenen Nebensicheln; d Andeutung einer Querspaltung der Sichel in Stäbchen bezw. Fasern.

Fig. 11. Schnittdicke 3 μ. Verdauungspräparat nach Höhl: 24 Stunden. Färbung: Mallory-Bindegewebsfärbung. Vergrösserung 940. Verschiedene Formen der feinen Querspaltung der Sicheln, bei a mehr punktförmig, bei b stäbchen- und faserartig.

Fig. 12. Aus demselben Präparat wie Fig. 11 bei gleicher Vergrösserung. Ein in besonders feine und lange Fasern geteilter Halbmond.

Aus dem Institut für pathologische Anatomie der K. Universität Pavia.

Der innere Netzapparat in den Zellen des Corpus luteum.

Von

Joseph Karl Riquier, Cand. Med.

Hierzu Tafel XXXI.

Golgi hat als erster — mit dem nach ihm benannten Verfahren — in den Nervenzellen jenen Netzapparat entdeckt, der eine Zeitlang für ein charakteristisches Merkmal dieser Zellen gehalten wurde; später haben Veratti, Marenghi, Negri, Pensa mit dem gleichen Verfahren und Kopsch mit Osmiumsäure eine ähnliche Struktureigentümlichkeit auch in anderen Zellen nachweisen können.

Die Schwierigkeiten, die das Verfahren damals darbot, gestatten es nicht, eingehende Untersuchungen in dieser Richtung anzustellen; neuerdings hat aber Golgi eine neue, leichter anwendbare, eine auffallende Elektivität für das endozelluläre Netzwerk zeigende Methode bekannt gemacht, mit deren Hilfe es zahlreichen Forschern möglich geworden ist, in sehr vielen anderen Zellen — sowohl normalen, als auch pathologischen — den in Rede stehenden Netzapparat nachzuweisen.

So hat Marcora diesen Apparat in den Zellen des Ursprungskernes des Hypoglossus, Brugnatelli in der Niere, Stropeni in der Leber, Perroncito in den Samenzellen, Fusari im Nebenhoden, Vecchi in den Deziduazellen, Veratti in den Zellen mancher Tumoren, Golgi in der Magen-Darm-Schleimhaut mancher Wirbeltiere, Maccabruni bei den Megakaryozyten, Bizzozero und Botteselle in den Schweiss- und Talgdrüsen, Lucioni in den weichen Naevi, Verson in verschiedenen pathologischen Gebilden, Sangiorgi im Nierenepithel unter experimentell-pathologischen Verhältnissen beschrieben.

Auf Grund dieser Untersuchungen kann der innere Netzapparat als eine allen Zellen zukommende charakteristische

Struktureigentümlichkeit angesehen werden: dafür sprechen entschieden Perroncito's neueste Untersuchungen, durch welche der Nachweis geliefert wurde, dass der innere Netzapparat die Fähigkeit besitzt, genau bestimmte Lebensäusserungen darzubieten.

Golgi, Maccabruni und namentlich Perroncito haben überdies in ganz klarer Weise dargetan, dass das endozelluläre Netzwerk ein von den anderen zahlreichen protoplasmatischen Struktureigentümlichkeiten, mit denen — nach manchen Forschern — dasselbe identisch sein soll, ganz unabhängiges Gebilde ist.

Behufs Ermittlung der eventuellen pathologischen Veränderungen hat Marcora eine Reihe von experimentellen Untersuchungen angestellt, die ihm gestattet haben, höchst interessante, im grossen Ursprungskerne des Hypoglossus nach Durchschneidung bezw. Herausreissung des Nerven eintretende Veränderungen des in Rede stehenden Netzapparates wahrzunehmen. Ebenso hat Sangiorgi im Nierenepithel unter experimentellen Verhältnissen pathologische Veränderungen des Golgischen Apparates beschrieben.

Ich habe mich gleichfalls mit diesem Thema befasst und zum Gegenstand meiner Untersuchungen das Corpus luteum gewählt, ein Organ, das wegen seiner Beschaffenheit und der in seinen verschiedenen Entwicklungsphasen wechselnden Morphologie leicht die Möglichkeit gewährte, das Verhalten des inneren Netzapparates unter verschiedenen Zuständen zu verfolgen.

Ich habe ausschliesslich die Corpora lutea der Schwangerschaft auf ihren verschiedenen Entwicklungsstufen verwertet, bei denen es mir möglich gewesen ist — im Hinblick auf die Länge der einzelnen Embryonen — das Alter annähernd zu bestimmen. Ich wählte hierzu die gelben Körper von Bos taurus, die wegen der bedeutenden Grösse ihrer Zellgebilde sich besonders geeignet zeigten, das Studium der betreffenden Erscheinungen zu erleichtern.

Ich bediente mich des nachstehenden Verfahrens:

a) Einlegen der Stücke in folgende Mischung:

Käufliche arsenige Säure, wässerige Lösung, 1%	30 T.
Formalin, 20%	30 T.
Alkohol, 95%	30 T.

1—24 Stunden lang.

b) Abtrocknen mit Fliesspapier, hierauf Übertragen in 1½%ige Silbernitratlösung für 24 Stunden.

c) Rasches Abspülen in destilliertem Wasser, hierauf Übertragen in die folgende Flüssigkeit:

I. Hydrochinon	20 T.	80 T.
Dest. Wasser	800 T.	
II. Formalin	50 T.	25 T.
Natriumsulfit	5 T.	
Dest. Wasser	200 T.	

Vor dem Gebrauch wird Lösung I mit Lösung II vermengt; hierbei ist es angezeigt, die beiden Lösungen stets unmittelbar vor dem Gebrauch frisch zu bereiten.

d) Auswaschen mit Wasser — rasche Übertragung in die Alkohole — Chloroform.

e) Rasches Einbetten in Paraffin.

f) Übertragung der Stücke in eine Flüssigkeit, die unmittelbar vorher angefertigt worden ist, durch Zusammenbringung von

Lösung A:	Natriumhyposulfit	30 T.	zu gleichen Teilen.
	Cyanschwefelammonium	30 T.	
	Wasser	1000 T.	
Lösung B:	Goldchlorid	1 T.	
	Wasser	100 T.	

g) Sorgfältiges Abspülen in Wasser, hierauf Bleichung der Schnitte nach Verattis Verfahren, d. i. Einlegung derselben 5—10 Minuten lang in folgende Mischung:

Übermangansaures Kali	0,5 gr
Schwefelsäure	1 gr
Dest. Wasser	1000 gr.

Nicht übermässig bleichen (Überwachen am Mikroskop).

h) Rasches Abspülen in einer 1%igen wässerigen Oxalsäurelösung.

i) Sorgfältiges Abspülen in dest. Wasser — Färbung mit Karminalaun — Alkohole — Xylol — Balsam.

Soweit bezüglich der Technik überhaupt. Was speziell meinen Fall anbetrifft, so habe ich das dem Tiere unmittelbar nach dessen Tötung entnommene Material unverzüglich in die erste Flüssigkeit gebracht und aus dieser sodann behufs Übertragung in Silbernitrat in Zeitabständen von je einer halben Stunde herausgenommen. So habe ich wahrnehmen können, wie die Reaktion nach etwa dreistündiger Immersion sich zu zeigen begann und bis zur fünften Stunde an Intensität allmählich zunahm; um diese Zeit war die Durchtränkung am deutlichsten. Die vor oder nach dieser Zeit herausgenommenen Stücke hatten entweder keine Durchtränkung erfahren oder sie lieferten nur grobe, verschwommene Bilder.

Die Reaktion machte sich ferner sowohl bei den bei gewöhnlicher Temperatur, als auch bei den im Thermostaten zu 30° gehaltenen Stücken wahrnehmbar und fiel deutlicher aus, wenn dieselben nicht zu klein waren.

In dem in Bildung begriffenen Corpus luteum — wenn das Vorhandensein eines voluminösen Blutergusses noch sichtbar ist — sind die nur in fünf oder sechs konzentrischen Schichten angeordneten Luteinzellen meistenteils rundlich bezw. eiförmig gestaltet, mit kleinem chromatinreichem Kern und einem einzigen Kernkörperchen; ihr stets homogen und gleichförmig körniges Protoplasma zeigt niemals irgendwelche Einlagerungen.

Der — im allgemeinen voluminöse und auffällige — Netzapparat nimmt in all diesen Gebilden die Mitte der Zelle ein, während der periphere Teil des Protoplasmas frei bleibt. Der Apparat ist in bezug auf Form, Lage und sonstige Verhältnisse konstant und besteht aus einem System von verschieden dicken, sehr verschiedenartig verlaufenden, gewundenen bezw. gekrümmten Fäden, die sich teilen und verflechten und in Knotenpunkten zusammentreffen, so dass daraus eine Art Netz entsteht, dessen Maschen den Kern einschliessen (Fig. A, B, C, D).

Der beständig perinukleäre Golgische Netzapparat tritt niemals in irgendwelche Beziehungen zu dem Kern. Zu bemerken ist auch noch, dass derselbe keine konstante Grösse besitzt, sondern dieselbe in einem gewissen Verhältnis zu jener der entsprechenden Zellelemente ändert.

In dem Maße, als das Corpus luteum älter wird, nehmen auch die Luteinzellen besondere Struktureigentümlichkeiten an, die von den verschiedenen Autoren verschieden gedeutet wurden.

Von einigen ist dieses wechselnde Aussehen mit der von ihnen der Luteinzelle zuerkannten Fähigkeit einer starken sekretorischen Tätigkeit in Zusammenhang gebracht worden; andere wieder, nach deren Ansicht das Corpus luteum nichts anderes ist, als ein transitorisches Substitutionsgewebe, möchten diese Gebilde als die verschiedenen, den gänzlichen Schwund des Elements ankündigenden Involutionsgrade ansprechen.

Ohne für den Augenblick auf die vielfach debattierte und noch immer ungelöste Frage nach der Natur der Luteinformation näher einzugehen — ob nämlich letztere ein Drüsenorgan mit innerer Sekretion oder aber ein mit raschem Wachstum und

konsekutiver allmählicher Rückbildung begabtes Gewebe darstellt — will ich hier nur bemerken, dass es mir gelungen ist, bei diesen Zellen recht interessante Formen von endozellulären Netzwerken zur Wahrnehmung zu bringen.

Untersucht man das Corpus luteum in der Periode seiner höchsten Entwicklung, so zeigt sich dasselbe vorwiegend aus grossen, die verschiedenartigsten Formen annehmenden Zellen zusammengesetzt.

Diese polyedrischen, länglich, unregelmässig gestalteten Zellen haben wenig deutliche Umrisse, ein körniges Protoplasma mit darin zerstreuten grossen und kleinen Vakuolen, welche sowohl das Endo- als auch das Exoplasma einnehmen, ohne hierbei irgendwelche Elektivität für den einen oder für den anderen dieser protoplasmatischen Bestandteile an den Tag zu legen. Der ein spärliches chromatisches Netzwerk und zahlreiche Nucleoli enthaltende, je nach Umständen mehr oder weniger deutlich sichtbare Kern hat keine fixe Lage, doch kann man sagen, dass er im allgemeinen die Mitte der Zelle einnimmt.

Was nun aber den in derartigen Elementen vorhandenen Netzapparat anlangt, so gewinnt man in den meisten Fällen den Eindruck, als ob derselbe dem Protoplasma bei dessen Änderungen folgen, gleichsam gehorchen würde: er wird länger bezw. schmäler, breiter, ganz im Einklang mit den vom Protoplasma angenommenen Formen. Doch fehlen auch solche Zellen nicht, bei denen der Netzapparat ein von der Orientierung des Protoplasmas ganz unabhängiges Verhalten zeigt.

In Anbetracht des vielfach wechselnden Aussehens des endozellulären Apparats habe ich eine grössere Reihe von Figuren auf Taf. XXXI zusammengestellt, die besser als die genannten Beschreibungen orientieren werden (Fig. 1—25).

Es scheint sich zweierlei aus diesen Figuren zu ergeben:

I. Trotzdem der Golgische Netzapparat sich verschiedenartig gestaltet, so bewahrt er doch in den meisten Fällen seine perinukleäre Lage.

II. Die Kontinuität der ihn zusammensetzenden Klumpen und Fäden wird häufig vermisst, so dass er an mancher Stelle wie zerstückelt bezw. zertrümmert aussieht.

Bezüglich dieses zweiten Befundes möchte ich mich aber noch zurückhaltend aussprechen, denn wenngleich derselbe ein konstantes Vorkommnis ist — selbst dann, wenn man die verschiedenartigsten Modifikationen der Technik zur Anwendung bringt — so könnte doch immer der Gedanke an die Möglichkeit einer unvollständigen Reaktion gerechtfertigt erscheinen. Um diesen Zweifel zu lösen, werde ich die Sache an einem ausgiebigeren Material nachprüfen, obwohl schon jetzt die Beständigkeit des Befundes mich zur Annahme berechtigt, es sei eine solche partielle Zerstückelung des Netzapparates eher ein tatsächliches Vorkommnis, als die Folge einer unvollständigen Durchtränkung.

Bei der Unzulänglichkeit unserer gegenwärtigen Kenntnisse über Ursprung, Natur und Funktion des Corpus luteum ist es mir noch nicht gestattet, mich darüber auszusprechen, ob denn das verschiedenartige Aussehen des Golgischen Apparats eher auf eine Mitbeteiligung desselben an einer Sekretion als an Involutionsvorgängen hindeutet. Deshalb will ich mich vorläufig darauf beschränken, das Wahrgenommene zu beschreiben. Ich hoffe durch weitere Untersuchung zu bestimmten Deutungen zu gelangen.

Während der ganzen Evolutionsperiode des gelben Körpers machten sich zerfallende Zellen bemerkbar; derlei Elemente sind jedoch leichter und in grösserer Anzahl bei den in deutlich sichtbarer Rückbildung begriffenen Corpora lutea anzutreffen. Das Corpus luteum zeigt sich in solchen Fällen aus einer grossen, gefässreichen Bindegewebsmasse zusammengesetzt, in welcher die in bezug auf Zahl, Gestalt und Grösse verminderten Luteinzellen reihenweise bezw. gruppenweise gelagert sind.

Diese Zellen sind nun auffälligen regressiven Vorgängen anheimgefallen und zu den morphologischen Veränderungen gesellen sich auch noch leicht zu verfolgende Modifikationen ihres Netzapparates. Will man bezüglich der Rückbildung der Luteinzelle ein Schema aufstellen, so lassen sich drei Perioden unterscheiden:

In der I. Periode finden wir verkleinerte Luteinzellen, von reichlichem Bindegewebe umlagert, mit körnigem Protoplasma, meist zentral gelegenem Kern und nur gering verändertem Netzapparat (Fig. 1—3).

In der II. Periode: Kleinere Zellen, vom Bindegewebe abgeschnürt, mit verändertem, schwer tingierbarem Kern. In dieser Periode ändert der Netzapparat seinen Bau und seine Verhältnisse: er zieht sich zusammen, zerstückelt sich in einem seiner Teile, aus dem der Kern heraustritt, um gegen die Peripherie hinzuwandern.

In dieser Periode sind auch Zellen anzutreffen mit Kern und Golgischem Apparat an zwei verschiedenen Stellen des Zellkörpers, sowie auch solche, in denen das endozelluläre Netzwerk in zwei oder drei Teile zerfallen ist (Fig. 4, 5).

In der III. Periode finden sich schliesslich winzig kleine Zellen, im allgemeinen elliptisch geformt, in denen der missgestaltete Kern an einem Pol der Zelle sitzt, während der Netzapparat den entgegengesetzten Pol einnimmt.

Der Netzapparat ist in diesen Zellen geschrumpft und erscheint aus mit einander in undeutlicher Weise verbundenen Klümpchen zusammengesetzt (Fig. 6—8).

In dem Maße, als die Involution fortschreitet, geht auch der Golgische Apparat immer mehr ein, bis er schliesslich zu einem eckig gestalteten Körperchen von nicht recht definierbarer Struktur zusammenschrumpft.

In einer grossen Anzahl von Präparaten habe ich auch neben einem grossen Klumpen — einem Überbleibsel des Netzapparates — mehrere im Protoplasma freiliegende Trümmer desselben wahrnehmen können.

Das ist, zusammenfassend dargelegt, das Verhalten des Golgischen Apparats in den in Rückbildung begriffenen Luteinzellen.

Zum Schlusse möchte ich noch erwähnen, dass die von Marcora nach Durchschneidung bezw. Herausreissung des N. Hypoglossus an dem Netzapparate von dessen Ursprungszellen beschriebenen Veränderungen den Erscheinungen, die ich hier von den Luteinzellen berichtete, entsprechen.

Mir liegt daran, diese Analogie hervorzuheben, aus dem Grunde, weil es sich bei Marcora um eine experimentell erzielte Veränderung, bei mir hingegen um eine physiologische Involution handelt und die Übereinstimmung der beiden Befunde zur Annahme berechtigt, dass dieses Verhalten

des inneren Netzapparates ein bei den dem Untergange geweihten Zellelementen konstantes Vorkommnis sei.

Pavia, März 1910.

Literaturverzeichnis.

1. Golgi: Opera omnia. U. Hoepli, Milano.
2. Veratti: Über die feinere Struktur der Ganglienzellen des Sympaticus. Anat. Anzeiger, Bd. XV.
3. Pensa: Sopra una fine particolarità di struttura di alcune cellule delle capsule surrenali. Boll. Soc. Med. Chir., Pavia 1899.
4. Negri: Di una fine particolarità di struttura delle cellule di alcune ghiandole dei mammiferi. Boll. Soc. Med. Chir., Pavia 1899.
5. Pensa: Osservazioni sulla struttura delle cellule cartilaginee. Boll. Soc. Med. Chir., Pavia 1902.
6. Kopsch: Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und anderen Körperzellen mittels Osmiumsäure. Sitzungsber. d. K. Preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin, Bd. 40, 1902.
7. Marenghi: Alcune particolarità di struttura e di innervazione della cute dell'Ammocoetes branchialis. Memorie R. Istit., Lombardo 1903.
8. Golgi: Di un metodo per la facile e pronta dimostrazione dell'apparato reticolare interno nelle cellule nervose. Boll. Soc. Med. Chir., Pavia 1908.
9. Marcora: Di una fine alterazione delle cellule nervose del nucleo d'origine del grande ipoglosso, consecutiva allo strappamento ed al taglio del nervo. Boll. Soc. Med. Chir., Pavia 1908.
10. Brugnatelli: Di una fine particolarità di struttura degli epiteli dei tubuli renali. Boll. Soc. Med. Chir., Pavia 1908.
11. Perroncito: Condrosomi, cromidi e apparato reticolare interno nelle cellule spermatiche. Rendiconto R. Ist. Lomb. Nota I e II. 1908—09.
12. Stropeni: Sopra una fine particolarità di struttura delle cellule epatiche. Boll. Soc. Med. Chir., Pavia 1908.
13. Fusari: Processo verbale della seduta 19 giugno 1908 della R. Acc. di med. di Torino, fas. 7/8, pag. 26, anno LXXI.
14. Vecchi: Di una fine particolarità di struttura delle cellule deciduali. Communicazione fatta alla Soc. Med. Chir., Pavia 1908.
15. Verson: Contributo allo studio delle cellule giganti tubercolari e di altri elementi cellulari normali e patologici. Archivio per le scienze mediche, N. 5/6, 1908.
16. Veratti: Sulla fine struttura delle cellule di alcuni tumori. Boll. Soc. Med. Chir., Pavia 1909.
17. Golgi: Di una minuta particolarità di struttura dell'epitelio della mucosa gastrica e intestinale di alcuni vertebrati. Boll. Soc. Med. Chir. di Pavia, N. 1, 1909.

18. Maccabruni: Sulla fine struttura dei megacariociti. Boll. Soc. Med. Chir., Pavia 1909.
19. Marcora: Sui rapporti tra apparato reticolare interno e corpi di Nissl negli elementi nervosi. Boll. Soc. Med. Chir., Pavia 1909.
20. Riquier: L'apparato reticolare interno nelle cellule del corpo luteo. Boll. Soc. Med. Chirurgica. Pavia 1909.
21. Bizzozero e Bottesselle: Sull'apparato reticolare interno nelle cellule delle ghiandole sudorifere e sebacee. Arch. per le scienze mediche, N. 4, 1909.
22. Lucioni: Contributo allo studio dei Nevi molli. Archivio per le scienze Mediche, Vol. XXXIII, N. 21, 1909.
23. Sangiorgi: Sull'apparato reticolare interno di Golgi nell'epitelio renale in condizioni patologico-sperimentali. Giornale della R. Accademia di Medicina di Torino, N. 9—11, 1909.
24. Perroncito: Contributo allo studio della biologia cellulare. Il fenomeno della dictiocinesi. Atti Soc. Ital. di Patologia, VI. Riunione. Modena 1909.
25. Marcora: Sulle alterazioni dell'apparato reticolare interno nelle cellule nervose motrici consecutive a lesioni dei nervi. Rivista di Patologia Mentale e nervosa, 1910.
26. Riquier: La involuzione dell'apparato reticolare interno nelle cellule del corpo luteo. Boll. Soc. Med. Chir., Pavia 1910.

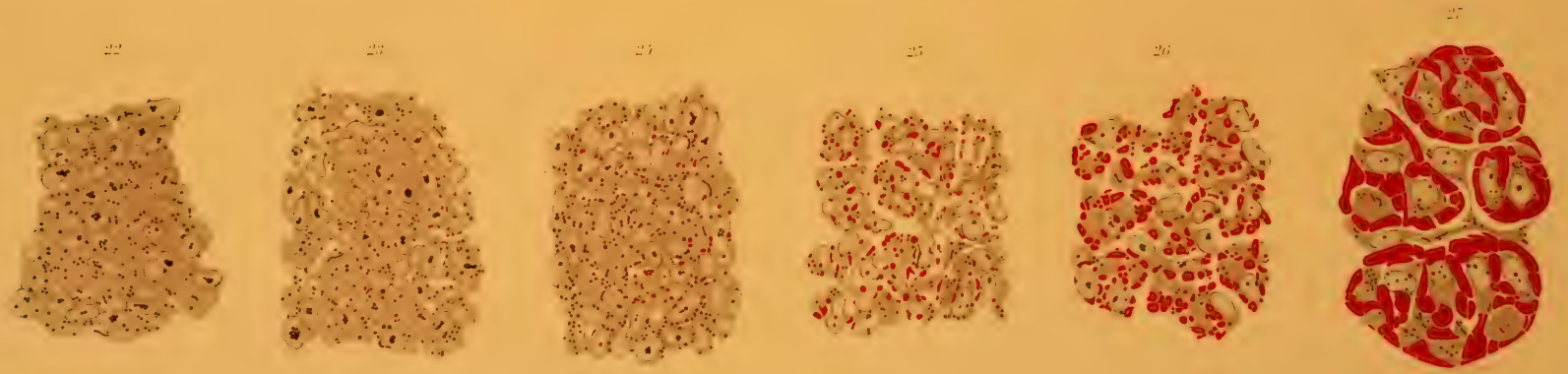
Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXI.

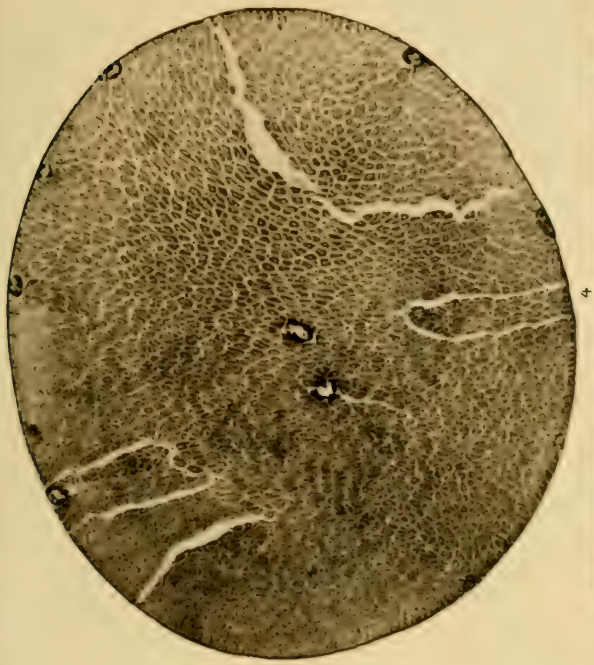
(Vergrösserung 600 : 1.)

Fig. A, B, C, D = (Bos taurus) Corpus luteum in Bildung begriffen. Luteinzellen mit innerem Netzapparat.
Fig. 1—25 = (Bos taurus) Corpus luteum in voller Entwicklung. Luteinzellen mit innerem Netzapparat.
Fig. I—VIII = (Bos taurus) Corpus luteum in Rückbildung. Luteinzellen mit innerem Netzapparat.

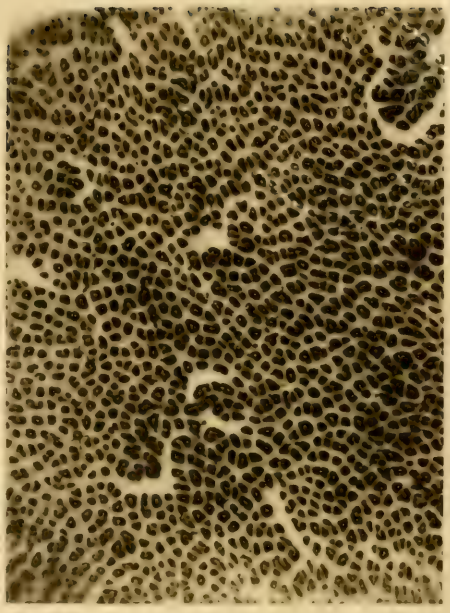
17 18 19 20 21 25

22 23 24 25 26 27

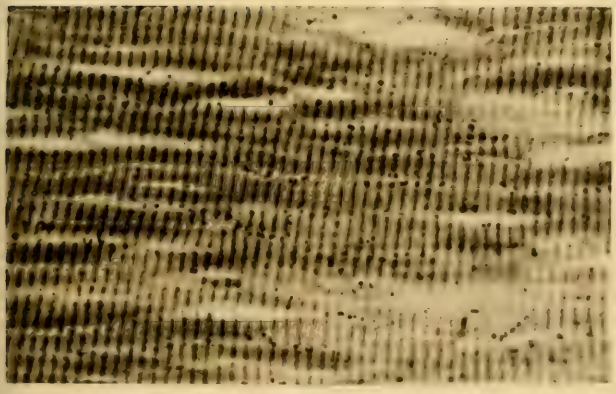




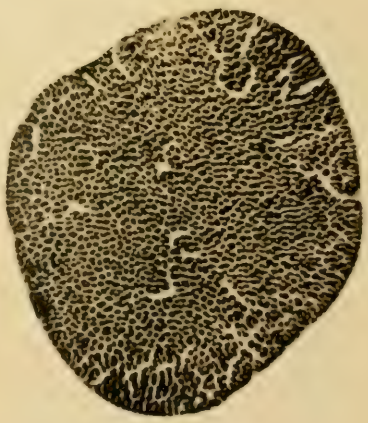
4



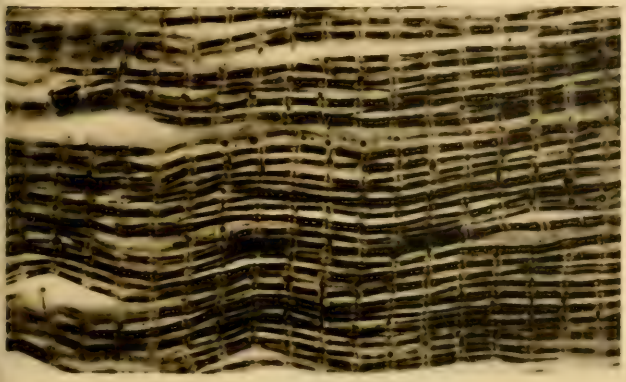
5



2

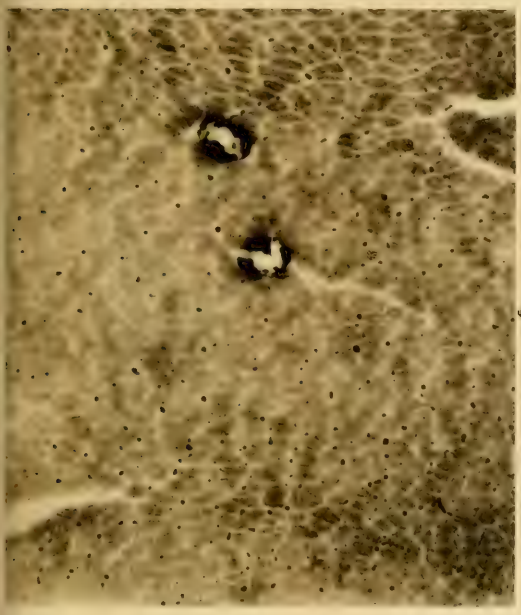


3



1

Neue Photographische Gesellschaft A.G. Berlin-Steglitz

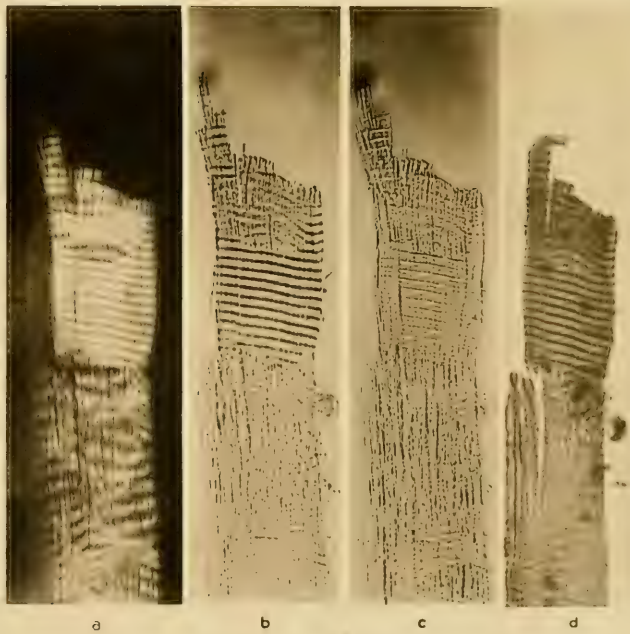


6

7

a b c

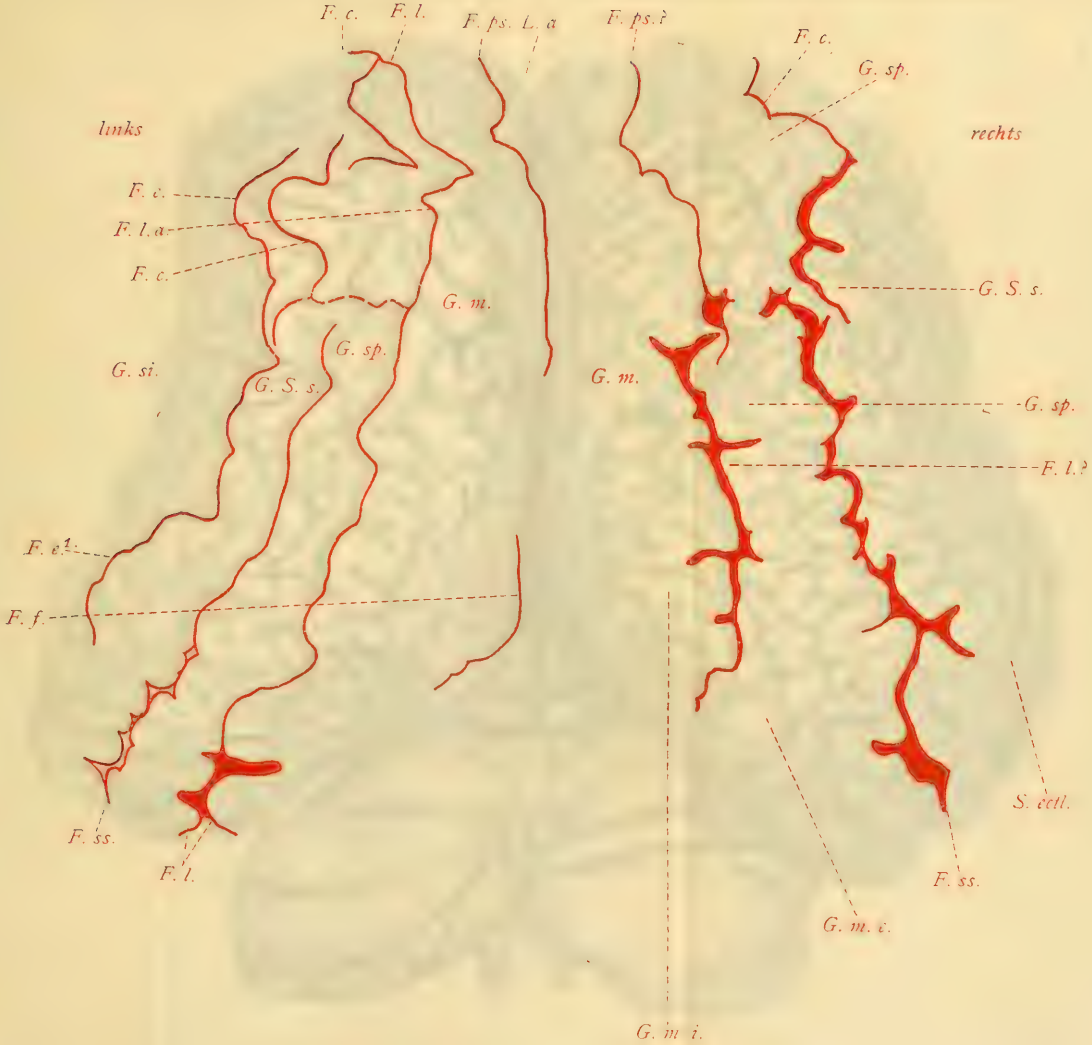
8

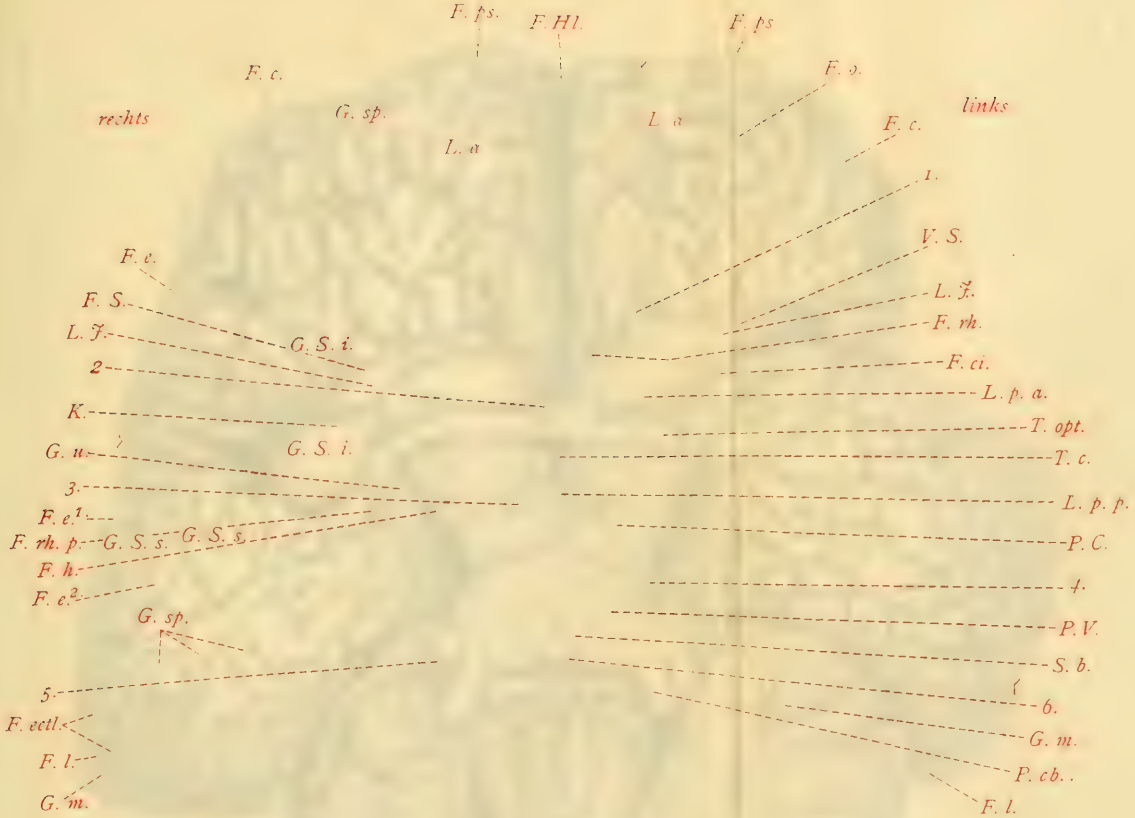


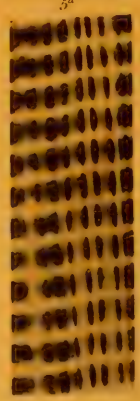
a b c d

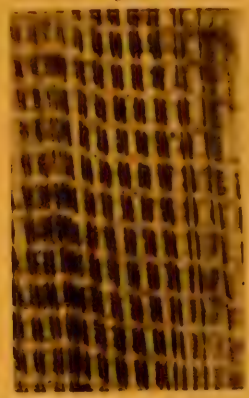
9

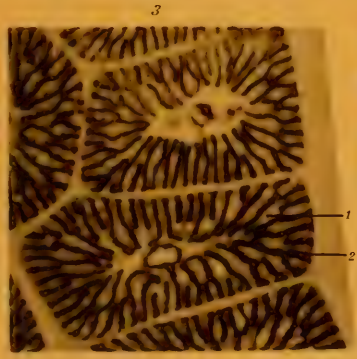
Neue Photographische Gesellschaft A.-G. Berlin-Steglitz.

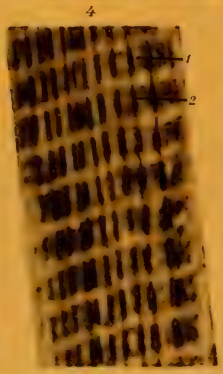

links
F. c.
F. l.
F. ps. L. a
F. c.
F. l. a
F. c.
G. m.
G. sp.
G. si.
G. S. s.
F. c.¹
F. f.
F. ss.
F. l.
F. ps.?
F. c.
G. sp.
rechts
G. S. s.
G. m.
G. sp.
F. l.?
S. cctl.
F. ss.
G. m. c.
G. m. i.

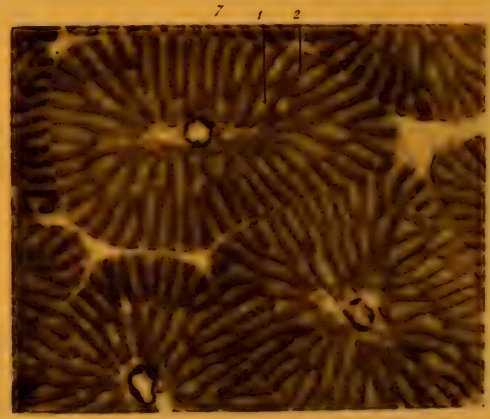

F. ps.
F. Hl.
F. c.
rechts
G. sp.
L. a
F. e.
F. S.
L. f.
G. S. i.
2
K.
G. u.
G. S. i.
3
F. e.1
F. rh. p.
G. S. s.
G. S. s.
F. h.
F. e.2
G. sp.
5
F. ectl.
F. l.
G. m.
F. ps
F. o.
links
L. a
F. c.
1.
V. S.
L. f.
F. rh.
F. ci.
L. p. a.
T. opt.
T. c.
L. p. p.
P. C.
4.
P. V.
S. b.
6.
G. m.
P. cb.
F. l.

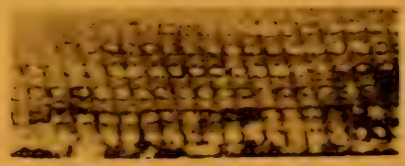




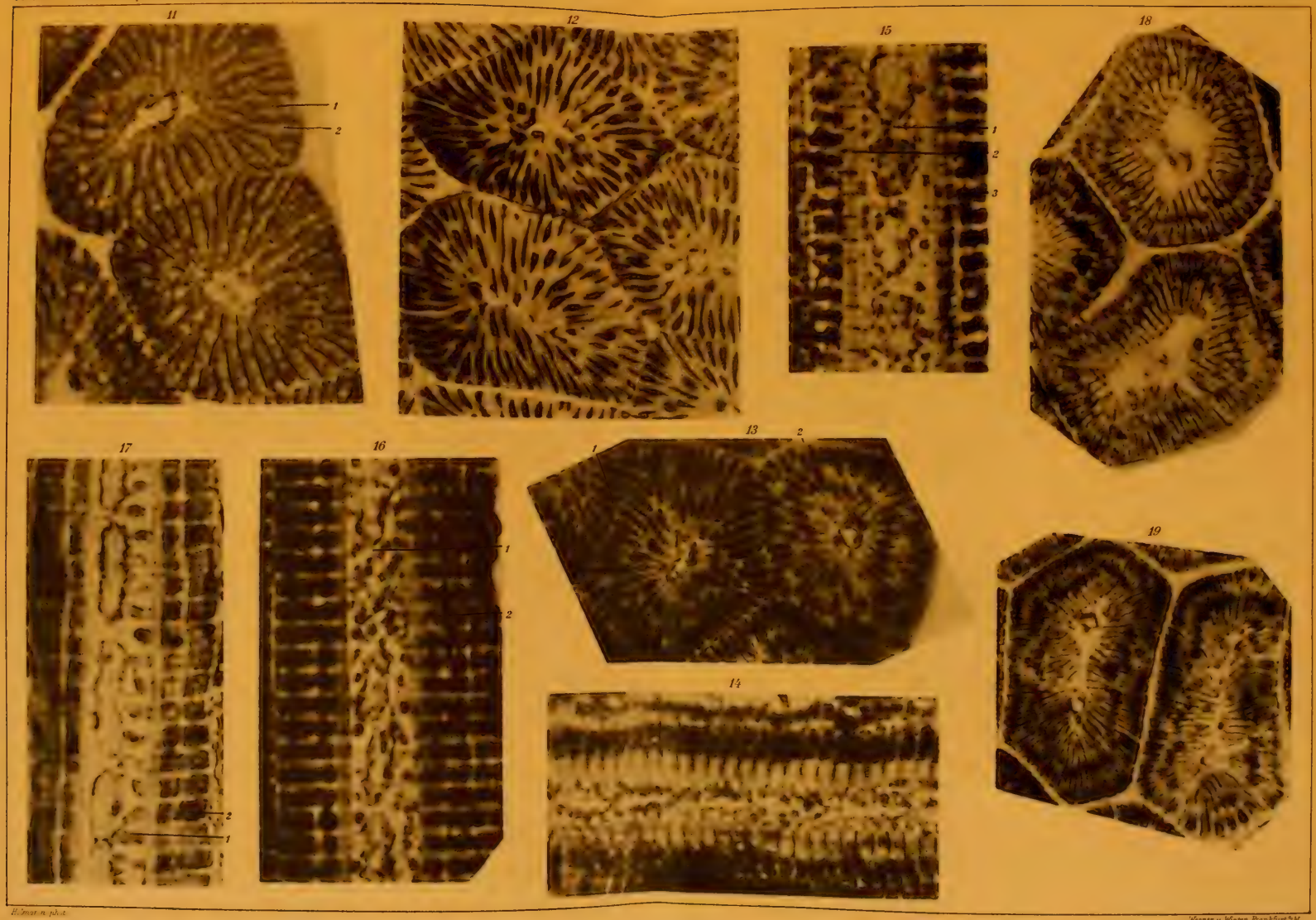








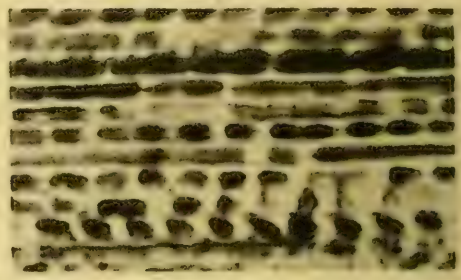
Werner u. Winter, Frankfurt a. M.



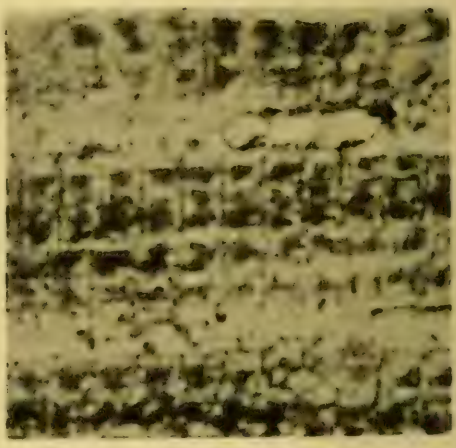
Werner u. Winter Frankfurt a/M

20

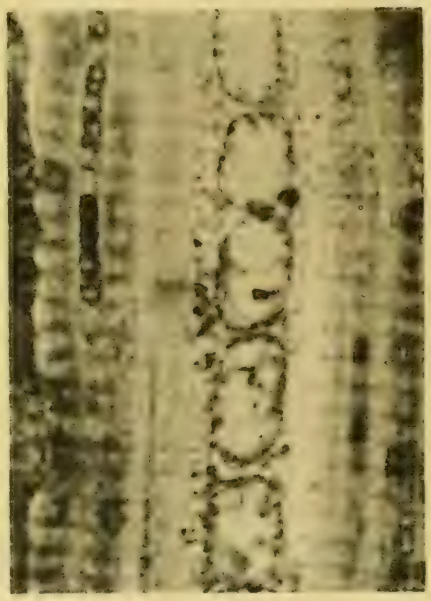
21



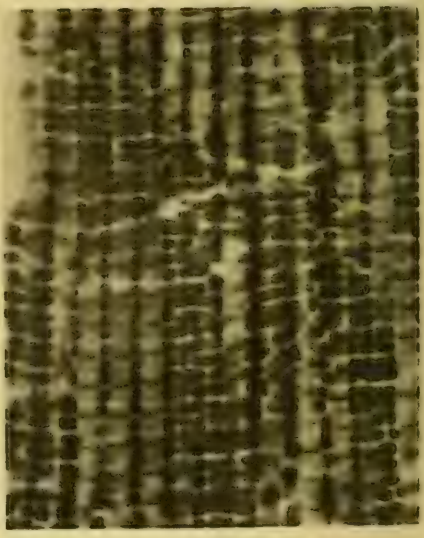
23



22



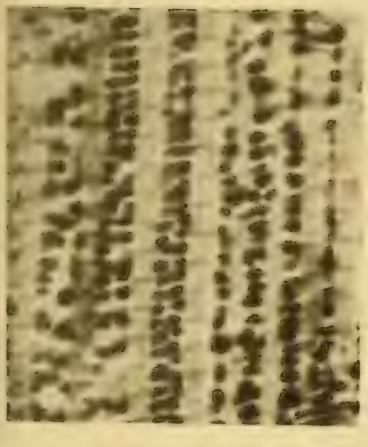
24



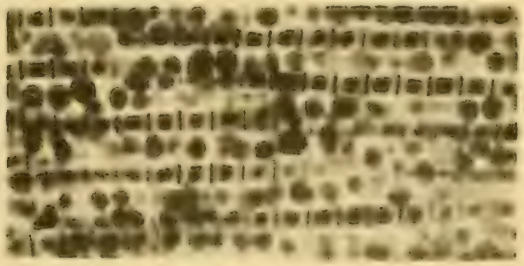
25

28

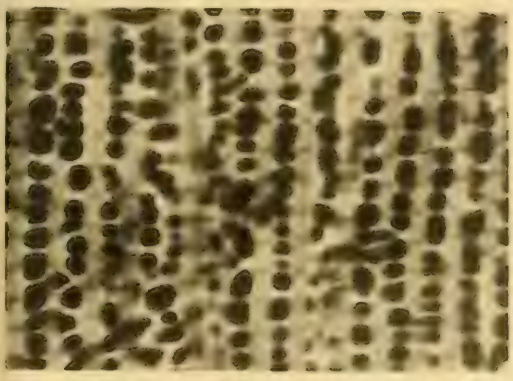
26



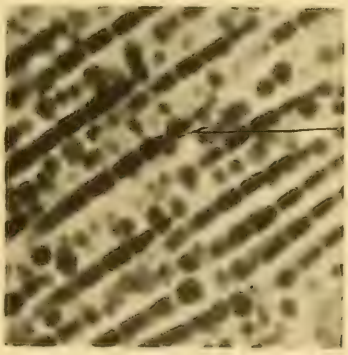
30



27

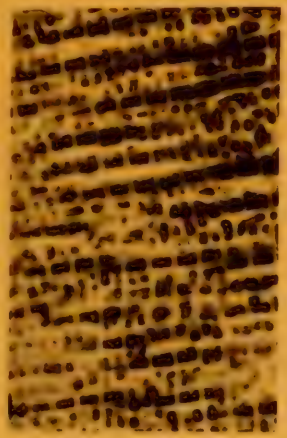


29



Werner u. Winter Frankfurt a/M.

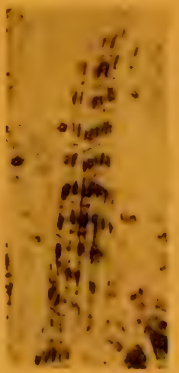
31



35

32

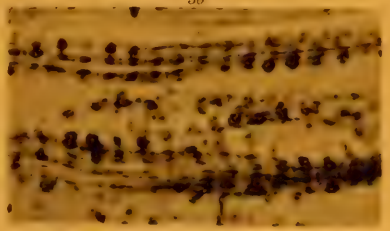
37



39a

34

36



39b

40c

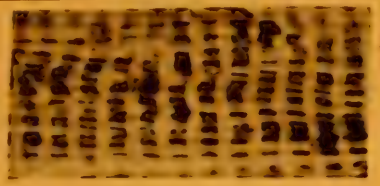
40b

38

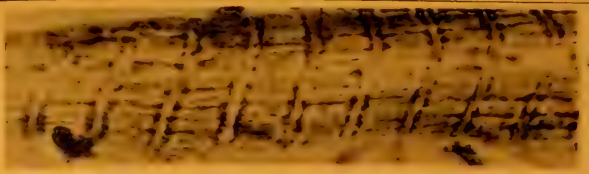
33

40a

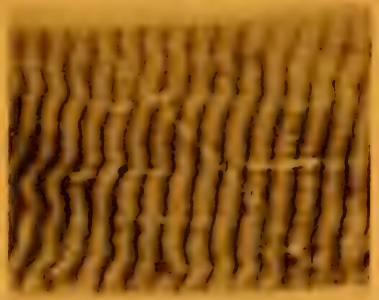
41b

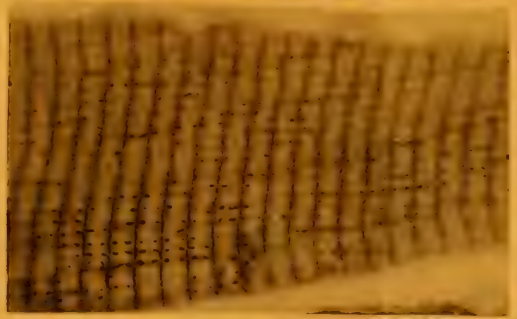

42c

43

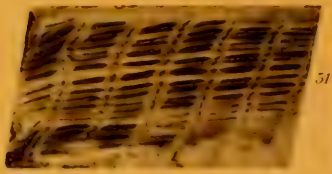

50

44




45

52


51

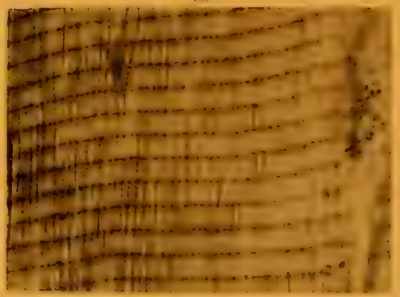
54

53

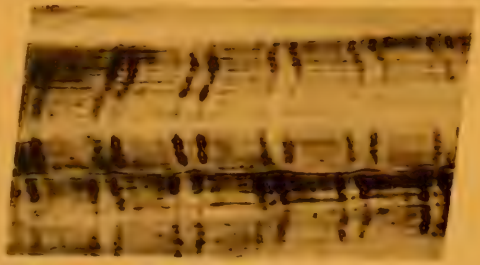
55

47

46

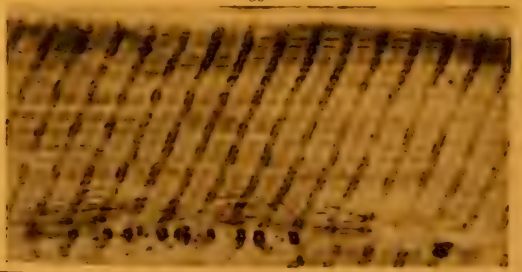


48



49

56



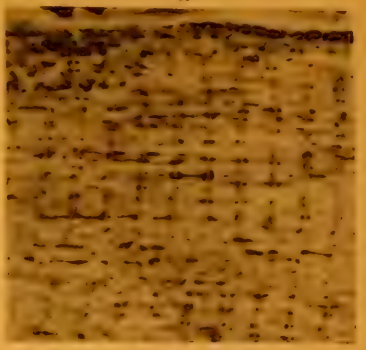
Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

57

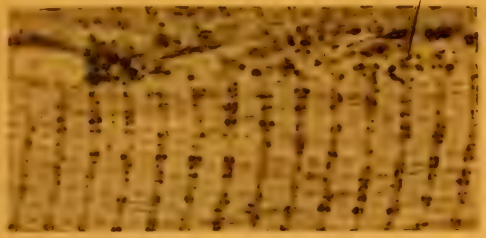
58

41″

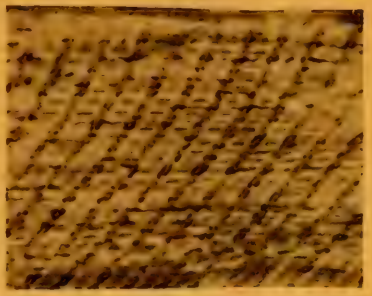
61



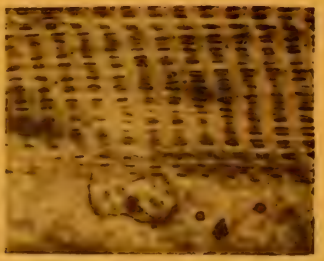
60



62



63



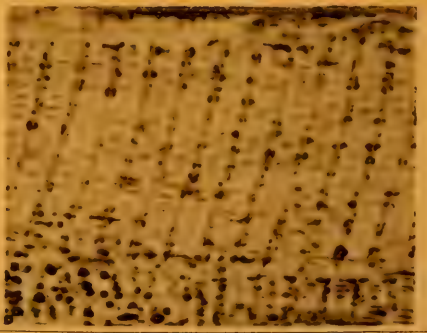
65

64

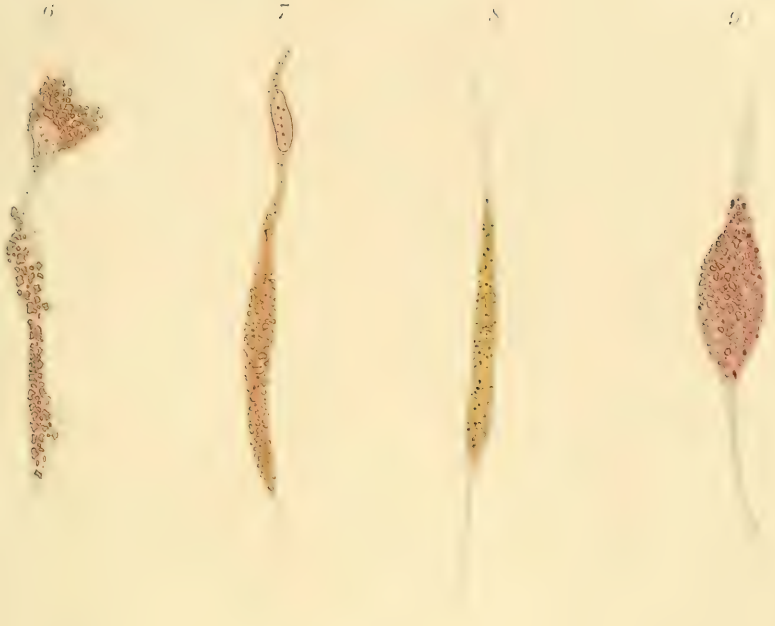
42″

42ᵇ

59

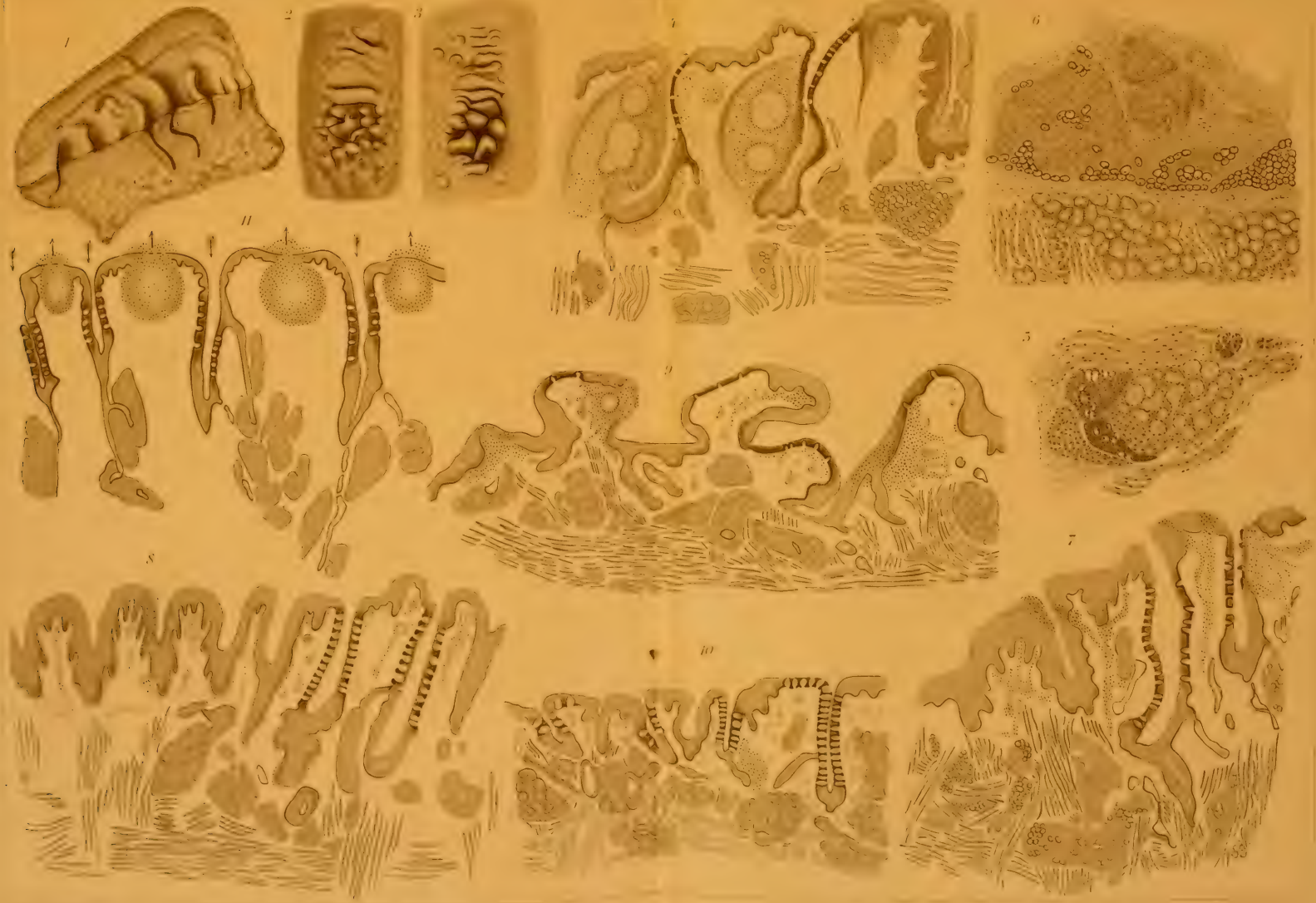


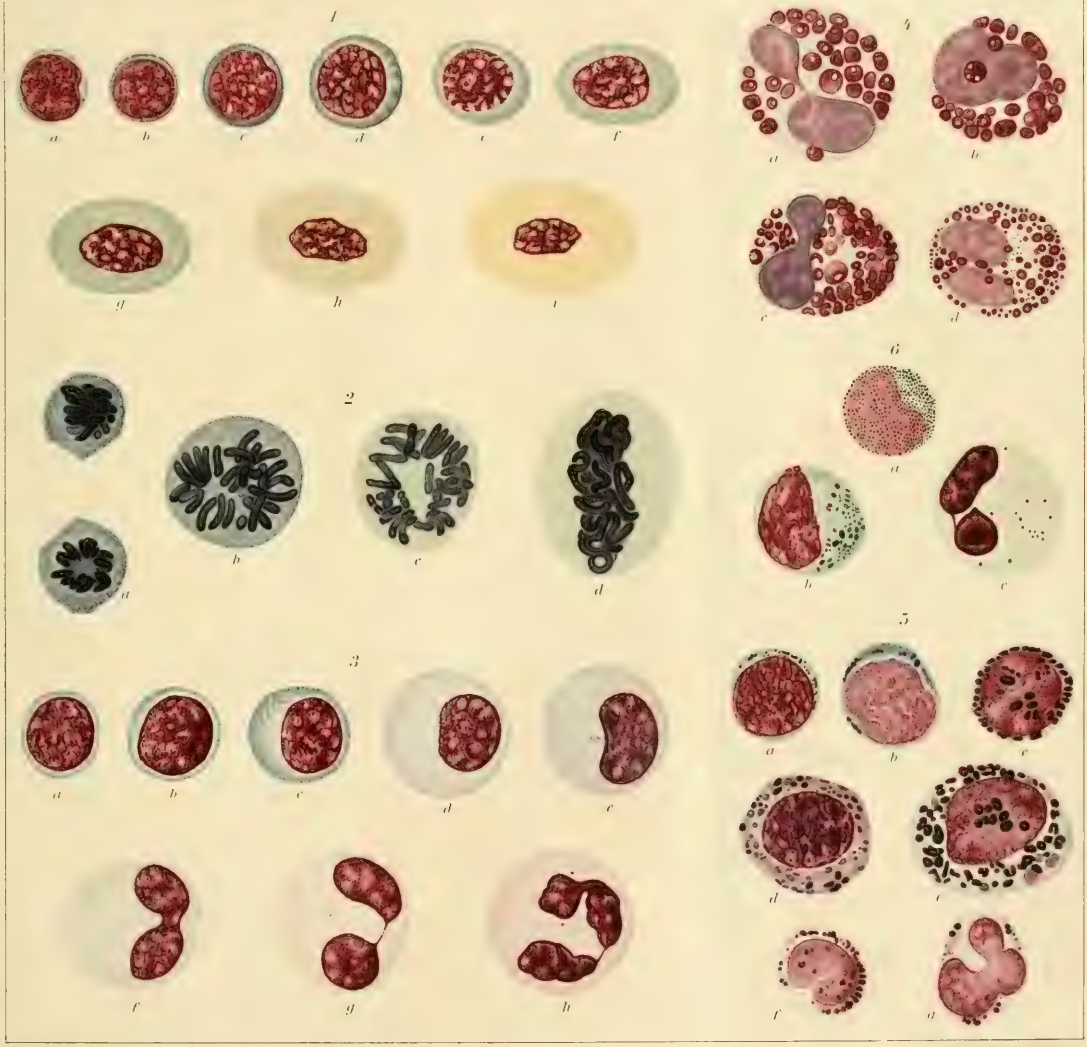
1
2
3
4
5
p
p
f
11
12
13
f
f

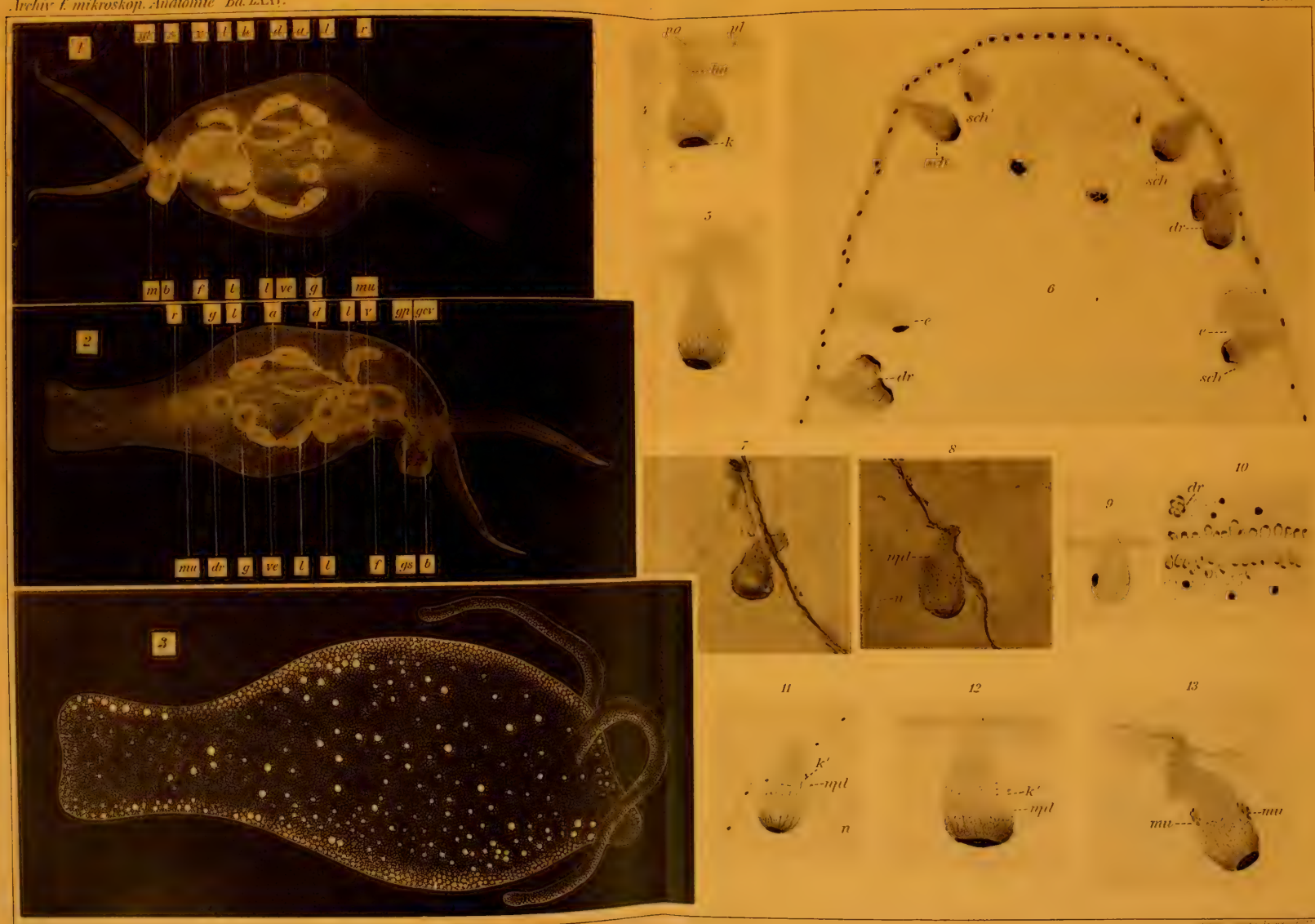

6
7
8
9

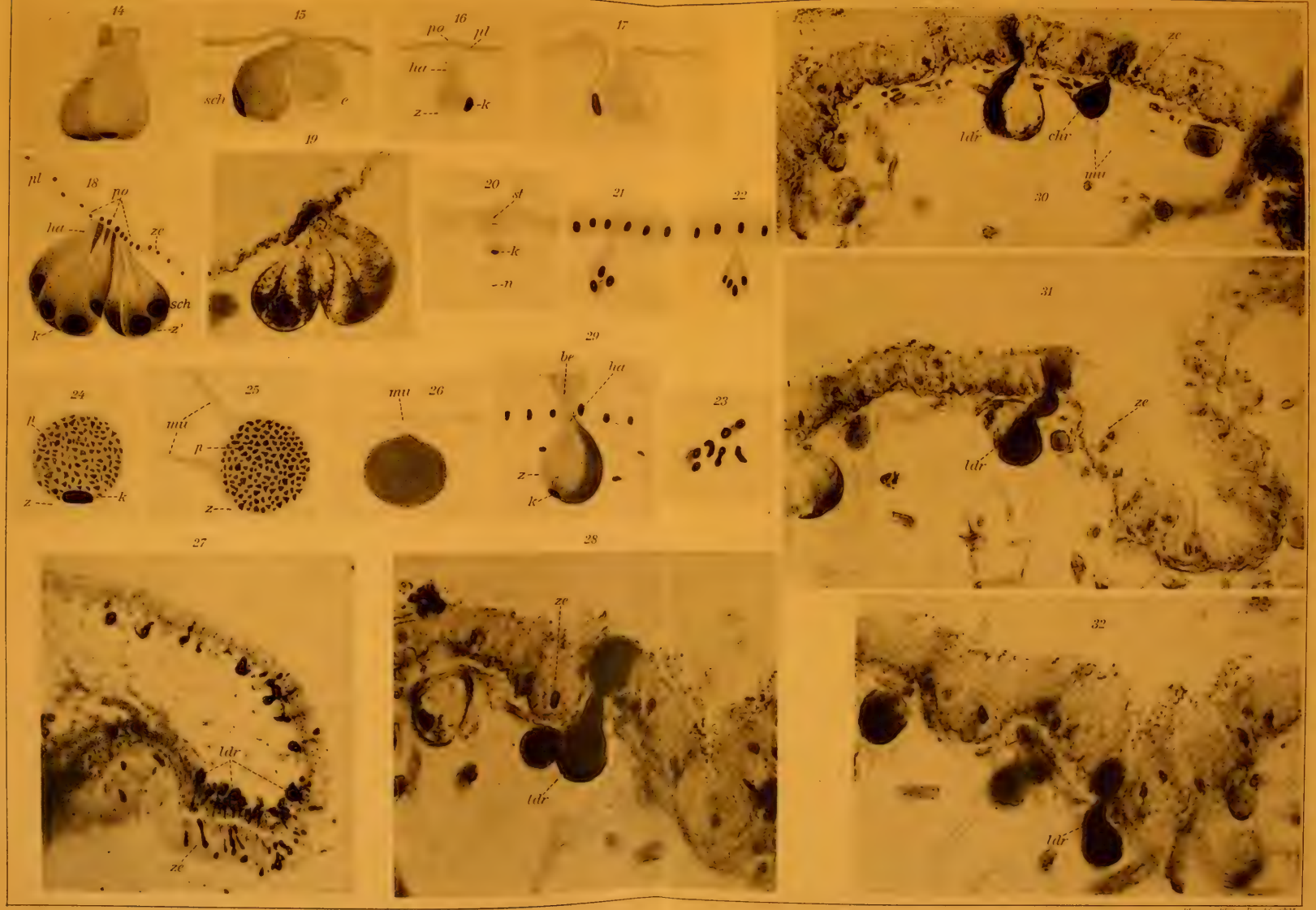
14
15
16
17

1
p
d
kr
p
kl
p
p
3
f
p
f
p
2
p
z
p
z
4
k
s
k
b


1
2
3
4
6
11
9
5
8
7
10


1
a
b
c
d
e
f
g
h
i
2
a
b
c
d
3
a
b
c
d
e
f
g
h
4
a
b
c
d
6
a
b
c
5
a
b
c
d
e
f
g


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
sch'
sch
dr
e
k
k'
npl
n
mu
mu

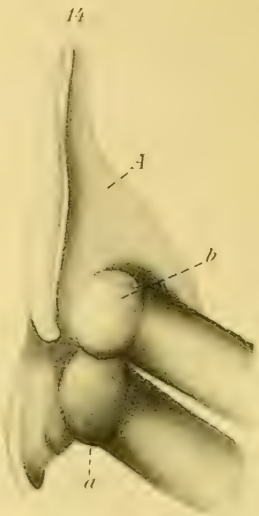


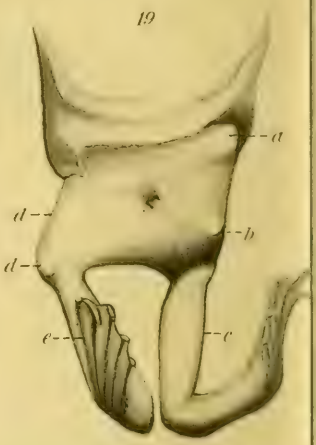
Werner u. Winter Frankfurt a. M.

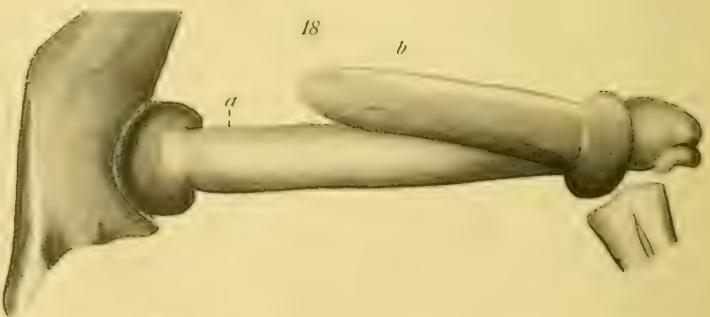
Werner u. Winter Frankfurt a/M.

1
2
3
6
9
7
8
11
5
12
7₁
10
4

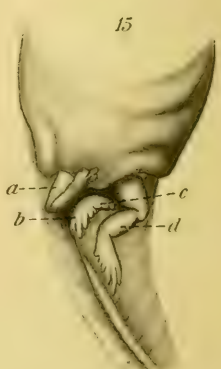
13
c
b
a

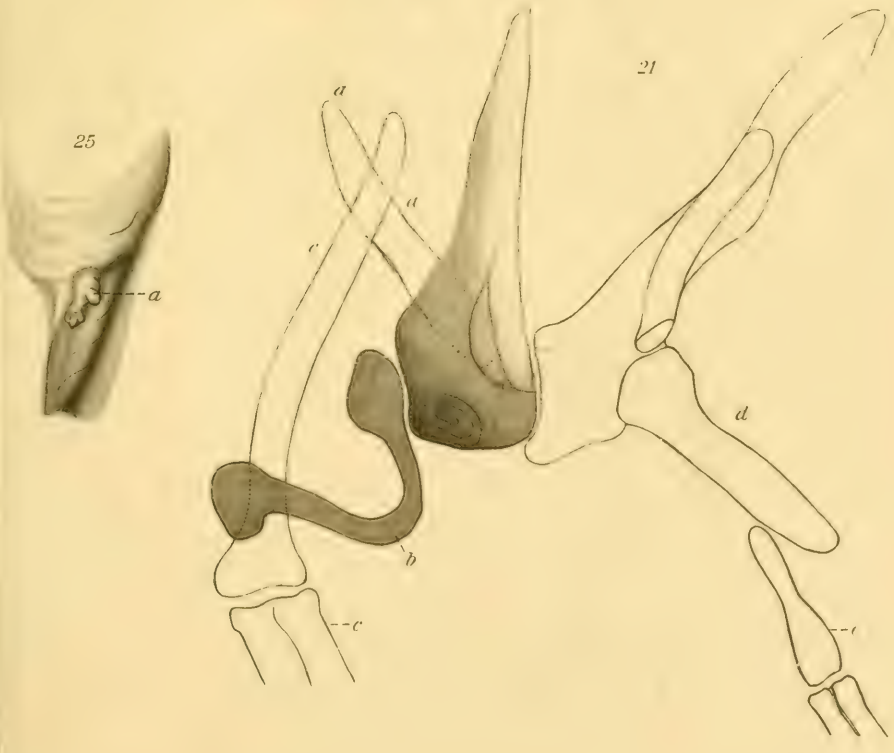

14
A
b
a


19
a
d
b
d
e
c


18
b
a

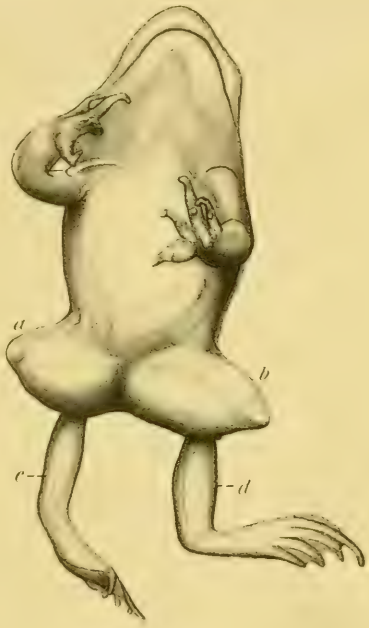
16
a
b
B
A


15
a
c
b
d

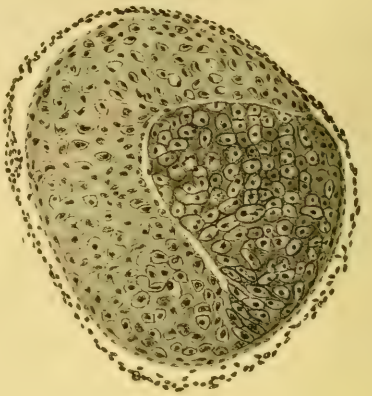


Werner u. Winter, Frankfurt a/M

22



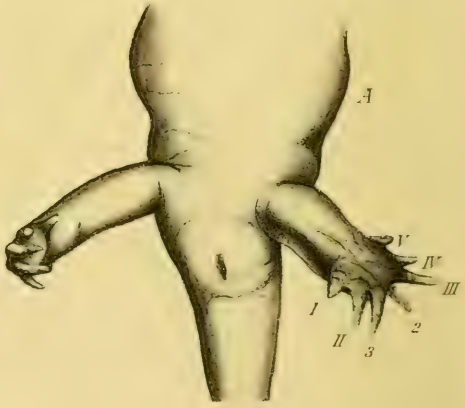
24



27

23

27

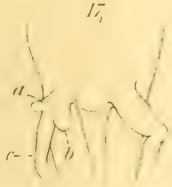


M. Techow (Zeichn.)

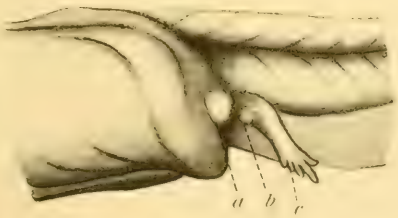
26

28

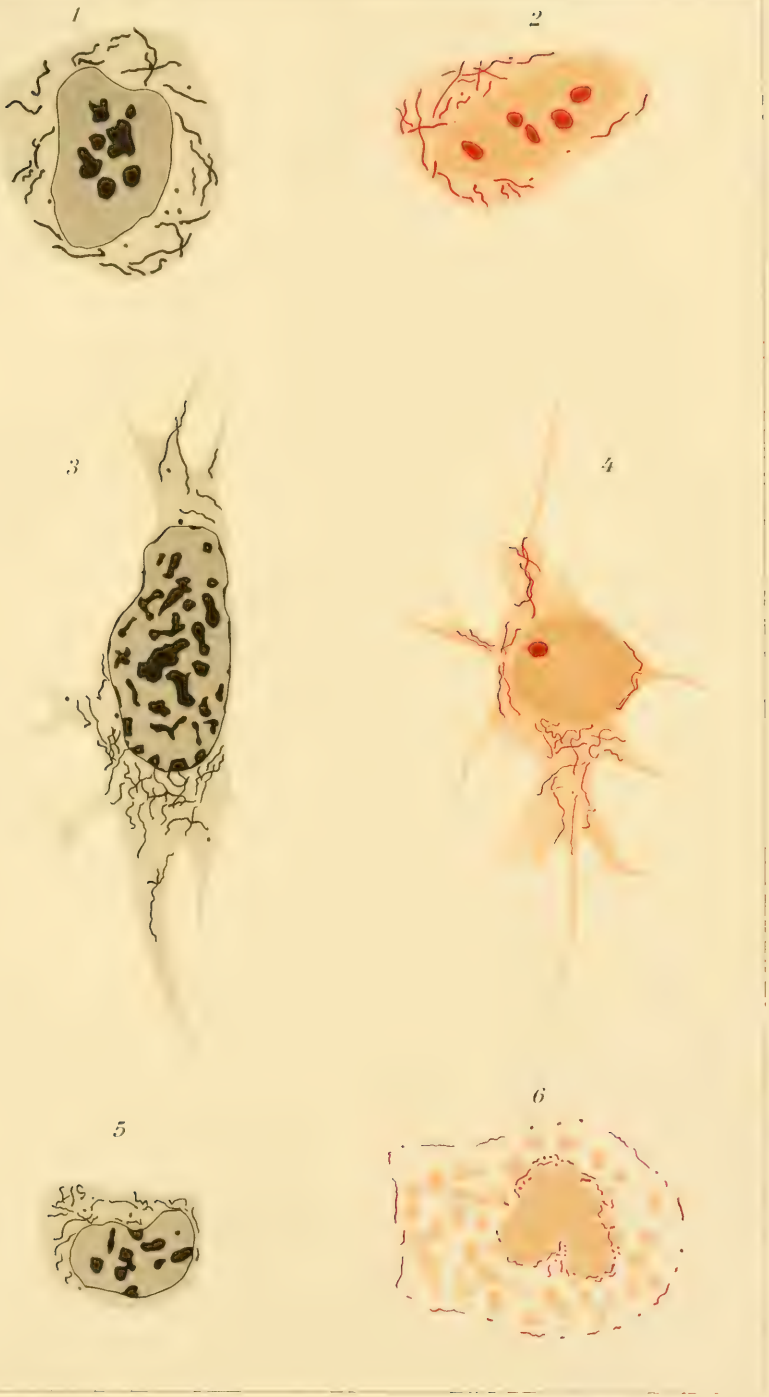
17



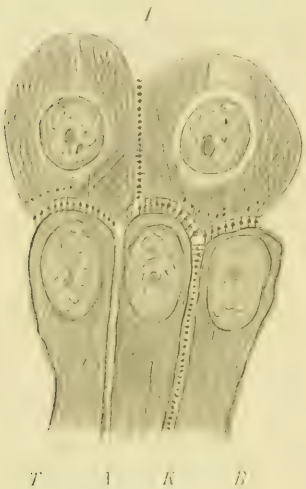
17

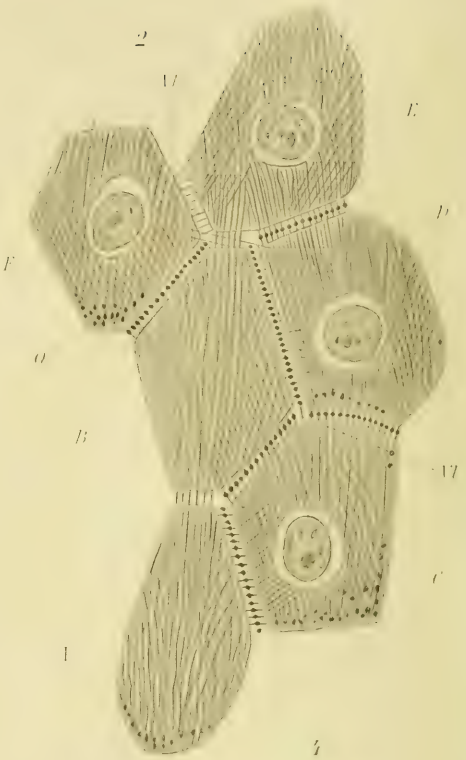


ener u. Winter, Frankfurt a. M.

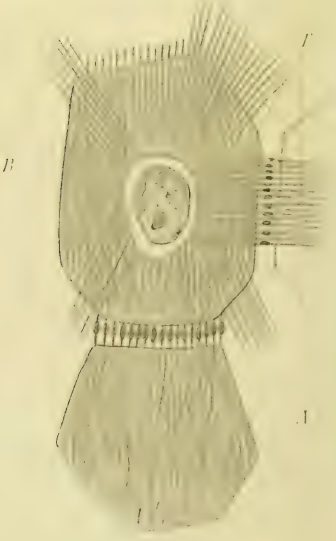

1
2
3
4
5
6

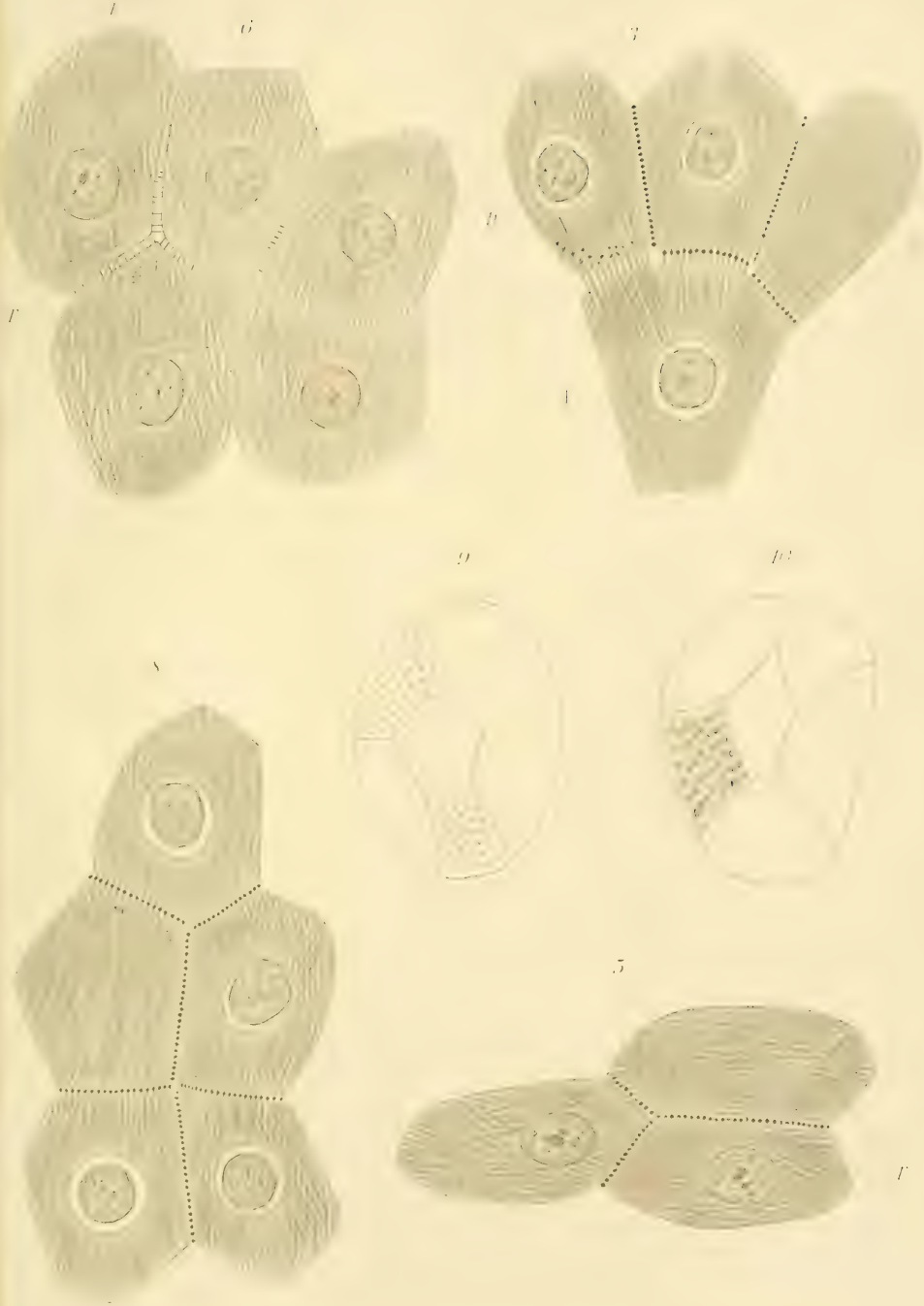
1
2
10
11
15
16
17
23
13
14
3
4
18
19
22
12
5
6
21
20
24
7
8
9


1
T
V
K
B

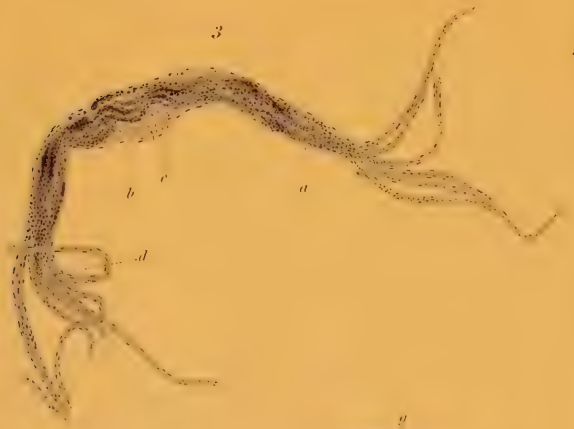

2
VI
E
D
F
G
B
VI
C
A

3
VI


4
F
B
A



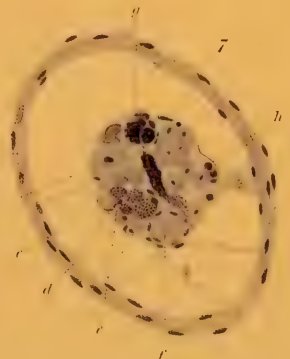
1
a
b
c


3
2
b
c
a
d

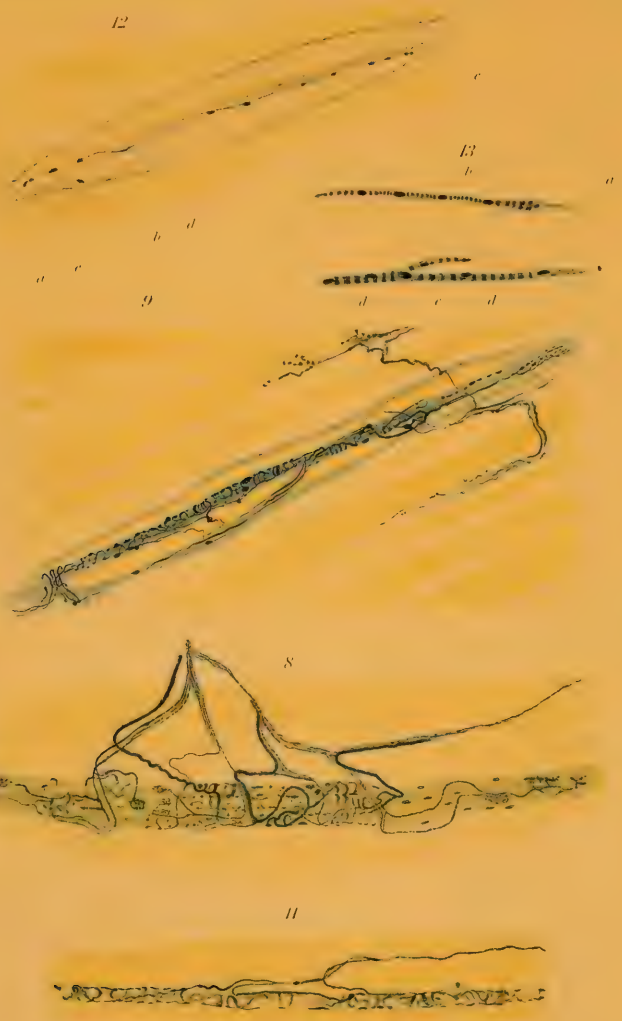
4
b
c
a

4
f
e
c
b
d
a

6
a
b
c
d
e

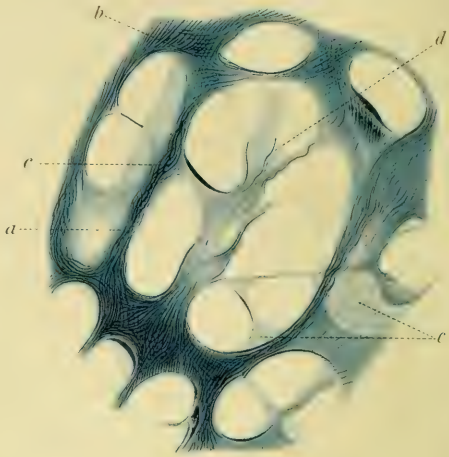

g
7
h
a
b
c
d
f
e
f

5

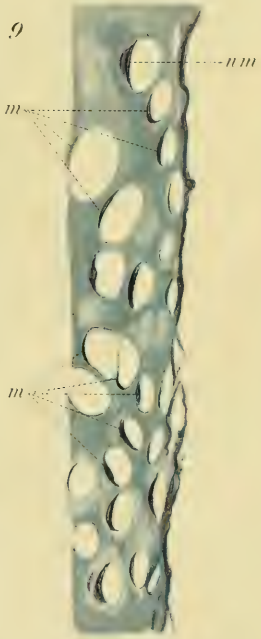

12
c
13
b
a
d
b
a
c
9
d
c
d
8
11
1
10
a

8

7

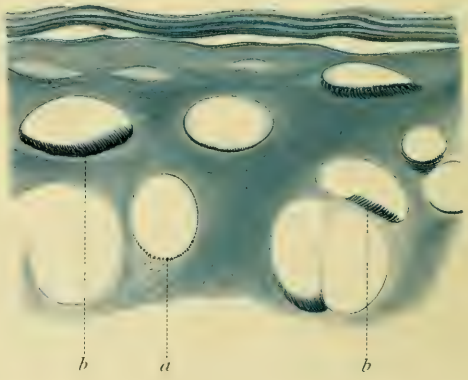


9

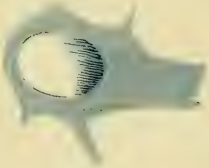


10

11

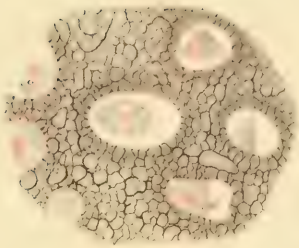


12

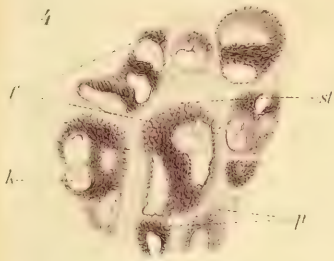


2

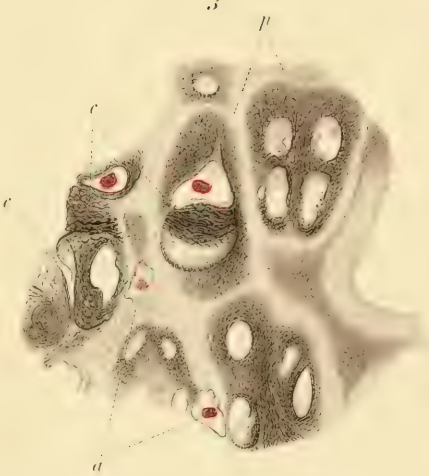
1



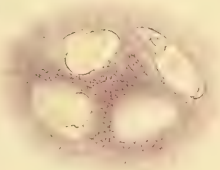
4



3

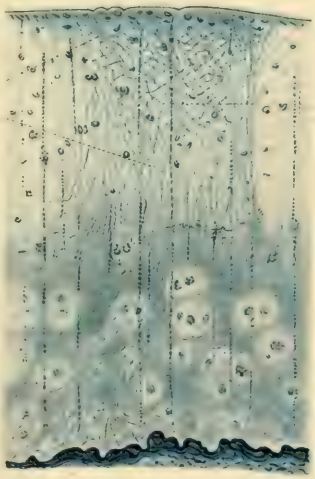


6



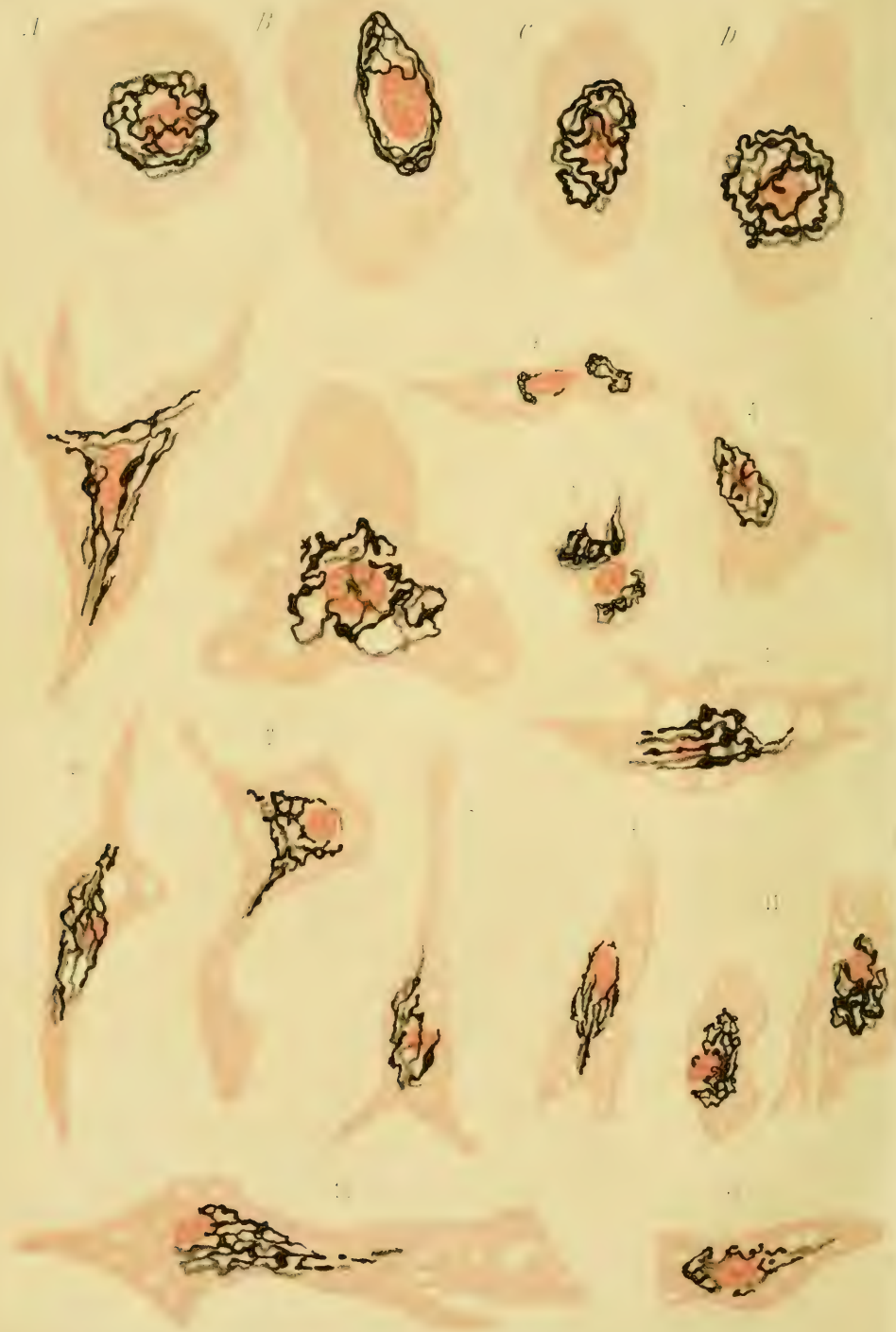
2b

a



b

5


A
B
C
D

I
II
III
IV
V
VI
VII
VIII

1453